
Princeton University Library
32101 074861574

Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn

herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann und **Dr. S. von Prowazek**
Berlin **Hamburg**

Sechsundzwanzigster Band

Mit 24 Tafeln und 25 Textfiguren



JENA
Verlag von Gustav Fischer
1912

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

Zweites Heft.

Drittes Heft.

Studien an intracellularen Symbionten.

1. Die intracellularen Symbionten der Hemipteren.

Von

Dr. phil. **Paul Buchner,**

Privatdozent an der Universität München.

(Hierzu Tafel 1—12 und 29 Textfiguren.)

Inhalt.





A. Die bisherigen Kenntnisse über Symbionten bei Insekten.

Bis vor kurzem galt die Erscheinung, daß Organismen von offenbar pflanzlicher Natur im Gewebe der Insekten derart vorkommen, daß nicht von einem gelegentlichen harmlosen Commensualismus gesprochen werden kann, sondern geradezu von einer echten Symbiose, deren Zweckmäßigkeit nur augenblicklich noch unklar ist, für eine nur äußerst seltene, und die betreffenden Tatsachen wurden mehr als Kuriosa gebucht. Niemand dachte daran, daß es vielmehr zur Charakteristik großer Insektengruppen gehören könnte, daß sie im innigsten symbiontischen Verhältnis zu niederen Organismen stehen, denen sie einen großen Teil ihres Zellmaterials, ja sogar komplizierte Organe teilweise oder ausschließlich als Wohnstätten zur Verfügung stellen, und aufs genaueste Sorge tragen, daß auch ihre Nachkommen einen Stamm jener Organismen vererbt bekommen.

Durch die neuen Beobachtungen auf diesem Gebiete aber, die K. ŠULC und U. PIERANTONI zu danken sind, und meine eigenen Studien, die ich in mehreren Abhandlungen niederlegen will, sind eine Anzahl Angaben, die fast durchweg der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts entstammen, in dieses Gebiet herübergezogen worden. Ihre Gewährsmänner haben Dinge beobachtet und beschrieben, mit denen sie nichts anzufangen wußten, da sie die Existenz einer Symbiose nicht erfaßten, die allein hätte aufklären und richtige Wege zum weiteren Studium hätte weisen können. So kommt es, daß ich, wenn ich nun eingangs eine Darstellung der bisherigen Kenntnis intracellularer Symbiose bei Insekten geben will, zunächst einer Anzahl Beobachtungen und Vermutungen Platz geben muß, die erst in der Folge sich als hierhergehörig erwiesen haben.

Da ihre Zahl nicht gering ist und sie natürlich auch bei den weiteren Untersuchungen auf dem Gebiet, auf dem der Zukunft noch viel zu tun bleibt, von Wichtigkeit sind, soll dieses Kapitel ziemlich eingehend abgehandelt werden. Ich hoffe, daß dies späteren Untersuchern nicht ohne Wert sein wird. Nicht zuletzt haben mich zu dieser Ausführlichkeit die Erfahrungen veranlaßt, die ich gelegentlich dieses Literaturstudiums über die völlige oder teilweise Nichtberücksichtigung des bisher Bekannten bei einer Anzahl Autoren machen mußte, die hier deutlich hemmend auf die Entwicklung der Frage eingewirkt hat.

1. Pseudovitellus der Aphiden.

Eines dieser Organe, die oft studiert worden sind und trotzdem stets rätselhaft geblieben sind, ist der „Pseudovitellus“ der Aphiden. Bei Imagines beschrieb es zum ersten Male HUXLEY im Jahre 1858 als ein Organ von wenig konstanter Form, dessen Zellen dotterähnliche Kugeln enthalten. Er hielt sie für identisch mit echtem Insektendotter und leitete den Fettkörper hiervon ab. Von ihm stammt auch der Name, der zweifellos gut gewählt war, denn immer wieder treten bei späteren Untersuchern die Stimmen, die sie für Dotter erklären, gleichzeitig auf mit der Vermutung, daß dem Organ doch eine mehr spezifische Funktion zuzusprechen sei. LUBBOCK (1859) schließt sich HUXLEY an und spricht auch vom Pseudovitellus. Schon im Jahre 1850 aber hatte LEYDIG eine wesentliche Tatsache aus der Entwicklungsgeschichte des Organs beobachten können. Er sah, daß erst von einem gewissen Embryonalstadium der vivipar sich entwickelnden Tiere an im Innern des Embryos, der etwa auf dem Blastodermstadium steht, „eine grüne oder gelbe körnige Masse auftritt, welche anfangs, wie es scheint, frei zwischen den Zellen liegt, später aber deutlich zu größeren Ballen zusammengehäuft, von einer Membran umschlossen ist und sich an der Bildung der vegetativen Organe der Blattlaus beteiligt“ (p. 74). Aus seiner Figur kann man weiter ablesen, daß er auf den früheren Bildungsstadien des Organes eine Verbindungsbrücke zwischen den zentralen Körnern und dem vegetativen Ende des Embryos gesehen hatte.

Die ersten eingehenderen Angaben entstammen dann dem Jahre 1866, in dem METSCHNIKOFF seine Untersuchungen über Insektenembryologie veröffentlichte.[1]) Sie beziehen sich vor allem auf *Aphis rosae* und *pelargonii*. Wenn das einschichtige Blastoderm des Aphidenkeimes gebildet ist, grenzt sich dessen unterer, d. h. der Nährzelleinrichtung abgewendeter Teil, der dünnere Zellen besitzt, durch eine quere Scheidewand vom eigentlichen Embryo ab. Die Kerne des flachen Zellbelages schwinden, der von ihm eingeschlossene Dotter zerfällt körnelig, während die Zellen der Querwand sich heftig teilen und einen nach innen drängenden Wulst erzeugen.

In diesem Hügel, den METSCHNIKOFF „Keimhügel“ nennt, entsteht nun auf ihm unbekannte Weise eine Zelle, die, im Gegensatz

[1]) Eine vorläufige kurze Mitteilung der Hauptresultate findet sich schon in „Mitteil. über die Embryologie der Hemipteren“. 1866.

zu allen anderen, einen grünlichen oder gelblichen Inhalt birgt, der Körnchenform besitzt. Die Zelle ist gewöhnlich 0,013 mm groß. Das „cylindrische Organ“ METSCHNIKOFF's, d. h. der abgestoßene Teil des Embryos verschmilzt währenddem mit der epithelialen Hülle des Keimfaches, um ein besonderes, noch lange zu beobachtendes Organ zu bilden. Es löst sich vom Embryo los, verliert jede aktive Bedeutung für dessen Entwicklung, um endlich zu schwinden.

Die Zelle im Keimhügel teilt sich, ohne daß METSCHNIKOFF sah, wie. liefert eine Anzahl grüner Zellen, die sich als ein Haufen vom Keimhügel abtrennen und im Gegensatz zu diesem deutliche Zellgrenzen besitzen. Es ist dies das „Pseudovitellus“ von HUXLEY und LUBBOCK, oder, nach METSCHNIKOFF's Terminologie, der „sekundäre Dotter“ des erwachsenen Tieres. So nennt er ihn, weil er nachweisen konnte, daß er völlig unabhängig vom primären Dotter des ungefurchten Eies entsteht. Dieser letztere wird immer mehr reduziert, Hand in Hand damit, daß der Embryo im Mutterleib stark heranwächst, der Keimhügel eine weitere Zellgruppe, die Genitalanlage, ins Innere abtrennt und die Pseudovitelluszellen sich besonders enorm vermehren. Diese bilden rasch das schon der Färbung halber, aber auch dem Volumen nach, augenfälligste Organ des Embryos, während die Geschlechtszellen unverändert bleiben.

Erwähnen müssen wir noch, daß sich hie und da beobachten ließ, daß, wenn an der Stelle des Keimhügels nun die anfangs dreieckige Einstülpung vor sich geht, ein bandförmiger Strang diese ganze Höhlung ausfüllte und das obere Ende des Keimhügels mit dem Rest des cylindrischen Organes verband. Es kam an nur verhältnismäßig wenigen Eiern vor, und war auch dann nur kurze Zeit wahrnehmbar. Eine zellige Struktur ist nicht aufzufinden gewesen. Später verwandelt sich das Organ in eine körnige Masse und verschwindet. Die Bedeutung dieses „zapfenförmigen Organes“, die, wie er glaubt, keine wichtige sein kann, bleibt METSCHNIKOFF unklar.

Über den Wert des „sekundären Dotters“, der ein auffallend dotterartiges Aussehen besitzt, aber aus deutlich grüngefärbten Zellen besteht, und auf und neben dem Fortpflanzungsapparate seine definitive Lage hat, weiß er auch nichts weiter zu berichten, als daß er „im sicheren Zusammenhang mit der Vermehrungstätigkeit steht“. Eine Verwechslung mit dem Fettkörper ist ausgeschlossen. Dieser läßt sich leicht davon unterscheiden, besonders bei den gelegentlich zu beobachtenden roten Exemplaren von *Aphis rosae*, bei denen dann der Fettkörper rot ist, der sekundäre Dotter aber grün, wie bei grünen Tieren.

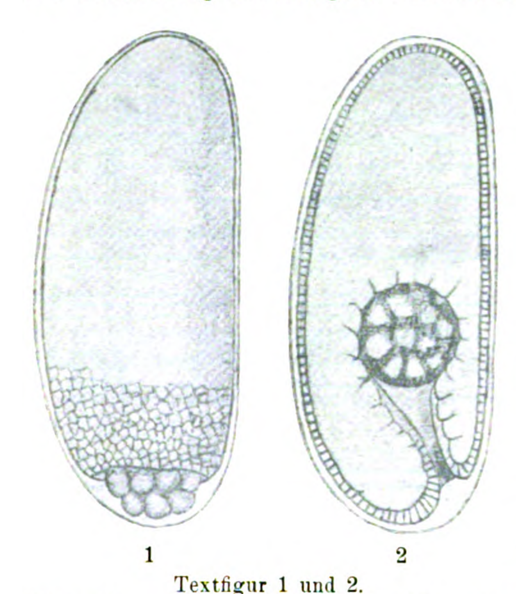
In der gleichen Arbeit macht Metschnikoff die ersten Angaben über die Entwicklung der Cocciden und Psylliden, die für uns in der Folge wichtig sind. Wir wollen aber durch sie die Darstellung der Entwicklung unserer Kenntnis des sekundären Dotters nicht unterbrechen, hier nur mitteilen, daß die Untersuchung von *Psylla* die neue, wichtige Tatsache zeitigte, daß Eier, die ungefurcht abgelegt werden, die Anlage zu dem sekundären Dotter in Form eines rundlichen Körpers am Hinterende des Eies im Dotter bergen.

Denn Balbiani's Studien am Winterei der Aphiden, die wir nun anschließen, haben das gleiche gefunden. Es war zu erwarten, daß entsprechend der ganz verschiedenen Entwicklungsmodi des viviparen Embryos aus einem kleinen dotterarmen Ei und des oviparen aus einem großen, mit Dotter reich versehenen Ei sich auch bezüglich der Entstehung des „sekundären Dotters" Unterschiede herausstellten. Balbiani gibt eine genaue Darstellung der Entwicklung der Ovarien und der Anhangs- und Ausführungsorgane, auf die wir noch später zurückkommen werden. Er konnte deutlich zeigen, daß Nährzellen und Eizellen sich relativ spät aus einem einheitlichen Material differenzieren. Schon auf den ersten Stadien einer Differenzierung soll nun auf die Ovocyte eine kleine Zelle von der der Nähreinrichtung entgegengesetzten Seite zuwachsen. Wenn die erstere soweit herangewachsen ist, daß sie sich berühren, so erfolgt eine Verschmelzung, derart, daß die „cellule antipode" im Eidotter liegt, und mit einem feinen, sich verjüngenden Stielchen (pédoncule) dort verankert ist, wo die Follikelepithelien zusammenstoßen und dem Nährstrang den Durchtritt zu dem nächst älteren Ei lassen. Der „Kern" wird als ein heller Fleck im Dotter abgebildet, oft scharf konturiert, gelegentlich sogar mit einem Nucleolus Die Konstatierung dieser Zelle ist „d'une appréciation difficile et délicate".

Leicht zu beobachten war dagegen, daß auf älteren Stadien am hinteren Pole eine größere Masse liegt, die mit dem Alter der Eier etwas zunimmt und, oft ganz scharf umschrieben, aus kleineren Elementen zusammengesetzt ist. Bei *Drepanosiphum platanoides* waren diese besonders deutlich, so daß sich sogar nicht selten ein feines Bläschen als Kern ansprechen ließ. Die Größe der Kügelchen betrug 0,004—0,006 mm. Von einem Stadium an, auf dem das Ei etwa doppelt so lang ist, als die Nähranlage, tritt die grüne Färbung der Körper auf, die die herrschende bei den Blattläusen für das Organ ist. Bei manchen Formen entsteht nicht sofort die definitive Farbe. Bei *Lachnus agilis* und *roboris* erscheint zunächst ein inten-

sives Gelb, dann Gelbgrün und endlich Grün. Selten bleibt die Masse ungefärbt, wie bei *Chaitophorus populi*. Bei einigen Aphiden (*Aphis persicae, aceris*) haben Weibchen verschiedener Kolonien verschiedene Farben (grün, gelb, braun), offenbar im Zusammenhang mit Unterschieden in der Ernährung.

Im abgelegten Ei läßt sich die masse polaire bei allen Formen leicht erkennen, selbst mit unbewaffnetem Auge. Bei *Lachnus roboris*, dessen Eier, wohl die relativ größten im Tierreich, 1,43 mm (halb so lang wie das Tier selbst) werden können, steigt der Durchmesser des Körpers bis 0,38 mm. An zerzupften Eiern findet Balbiani den Körper aus „Zellen“ mit Kern bestehend, deren Plasma vollgestopft ist mit weiteren viel kleineren Zellen. Erstere sind rund, 0,02 mm im Durchmesser, letztere 0,002—0,003 mm, „nées par génération endogène dans l'intérieur des sphérules de la masse polaire“. Hierin bestärkt ihn, daß er Teilungsstadien beobachtete. Bei Behandlung mit Essigsäure finden sich nucleolenartige Pünktchen in den 2 μ großen Kügelchen und Hantelfiguren in den biskuitförmigen; wie wir in der Folge sehen werden, ein glänzendes Zeugnis für die hervorragende Beobachtungsgabe Balbiani's.



Textfigur 1 und 2.
Wintereier von *Drepanosiphum* (*Aphide*). Das Blastoderm läßt bei 1 einen Teil des Pseudovitellus frei. Bei 2 wird der Pseudovitellus in das Innere verlagert (nach Balbiani).

Während der Blastodermbildung des abgelegten Eies bleibt der Körper unverändert, das Blastoderm selbst aber weicht in seiner Umgebung etwas zurück, so daß er allmählich fast bis zur Hälfte frei am Hinterende des Eies hervorragt (Textfig. 1). Bald darauf, wenn die Segmentierung des Dotters stattgehabt hat, verändert er aber seine Lage, begleitet von einem mit Blastoderm ausgekleideten Kanal rückt er, offenbar passiv verlagert, in die Tiefe des Eidotters (Textfig. 2). Später aber schließt sich diese Öffnung wieder vollständig, der Körper liegt im Zentrum des Eies als kreis-

runde Kugel. Die Einstülpung glaubt BALBIANI mit der zur Amnionbildung führenden Falte des Keimhügels der viviparen Embryonen vergleichen zu dürfen, die ja am gleichen Pole vor sich geht.

So viel Richtiges in den sachlichen Beobachtungen BALBIANI's steckt und so groß der Fortschritt ist, den er im Vergleich zu HUXLEY und METSCHNIKOFF gemacht hat, wenn er die Zellennatur der kleinen, dotterähnlichen Kugeln und selbst ihren Teilungsmodus erkannte [1]), so merkwürdig und auf den ersten Blick phantastisch ist seine Deutung. Die kleinsten Kugeln entsprechen Spermatozoen, die ganze Masse einer männlichen Geschlechtsdrüse, die nicht mehr als solche funktioniert. „Was die geschlechtlichen Tiere anbelangt, so sollen die Hoden der Männchen und die Ovarien der Weibchen nur Modifikationen des weiblichen Teiles des androgynen Apparates der agamen Individuen sein. Der männliche Teil dieser, d. h. die grüne Zellmasse, bleibt ohne eine Veränderung zu erleiden bei den Männchen wohl nur als Zeugnis einer primären Einrichtung, während er bei den Weibchen seine physiologische Aufgabe behält, indem er freilich nur in beschränktem Maße fungiert und die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge des Embryos, welche sehr frühzeitig sich ausbilden, hervorruft.“ Die Spermien des Männchens sollen dann später die Entwicklung des Embryos veranlassen.

Verführt wurde BALBIANI zu solchen Vorstellungen vor allem durch die große Ähnlichkeit des Pseudovitellus, besonders auf Stadien, die ihn am Hinterende des Eies hervorgewölbt zeigen, mit den Polzellen, die vor kurzem METSCHNIKOFF bei *Simulia*, ROBIN bei Tipuliden, WEISMANN bei Chironomiden und Musciden entdeckten und deren Zusammenhang mit den künftigen Geschlechtsorganen schon damals erkannt worden war. Wenn aber unabhängig hiervon bereits eine weibliche Geschlechtsdrüse zu finden war, so konnte sich wohl der Gedanke einstellen, daß das zweite Organ einer männlichen entspreche.

Schon die vorläufige Mitteilung BALBIANI's (1866) rief eine Erwiderung CLAPARÈDE's (1867) hervor, in der er sich den Forschern anschloß, die für eine nutritive Bedeutung des Organes eingetreten waren; außerdem seien die in den grünen „Zellen“ beschriebenen kleinsten Zellen nicht aufzufinden und die beweglichen Körperchen, die die Homologa mit Spermien seien, wohl Parasiten.

Wenn BALBIANI in einer Entgegnung (1867) darauf bestand, daß das Organ kein Dotter sein könne, da es sich ja bei den von

[1]) Der Zusammenhang der cellules antipodes mit der masse polaire, den er beschreibt, besteht nicht zu Recht.



ihm untersuchten Wintereiern um sehr dotterreiche Eier handle, bei denen etwas Derartiges viel überflüssiger erscheinen müsse, als bei den kleinen Sommereiern und -embryonen, und da ja im Gegenteil diese Substanz während der Entwicklung nicht aufgebraucht wird, sondern sich sogar beträchtlich vermehrt, so hatte er damit sicher recht.

Das sah auch EM. WITLACZIL ein, dem wir die nächsten Untersuchungen zu unserem Gegenstand danken, eine „Zur Anatomie der Aphiden" (1881) und eine „Entwicklungsgeschichte der Aphiden" (1884). Er verließ daher in seiner ersten Arbeit die „Lehre vom Ersatzdotter" und erklärte den Pseudovitellus für ein — Analogon zu den MALPIGHI'schen Gefäßen. Verführt hat ihn dazu, daß gerade die Aphiden, die das seltene Organ besitzen, die einzige Insektengruppe ist, die keine MALPIGHI'schen Gefäße hat. Daß die Cocciden, bei denen METSCHNIKOFF ein nach dessen Ansicht homologes Organ gefunden hat, MALPIGHI'sche Gefäße besitzen, entkräftet er durch den Hinweis, daß dort das Organ doch recht anders als bei den Aphiden sei und vielleicht nicht homolog gesetzt werden darf. Die Psylliden aber, bei denen die Ähnlichkeit mit Aphiden groß ist, sollen nach DUFOUR (1833) nur ganz rudimentäre Gefäße haben.

Tatsächliches weiß er wenig hinzuzufügen. Er gibt genauer Lage und Bau an, als seine Vorgänger, wenn er ausführt, daß das Organ seitlich im Abdomen in Form zweier Stränge liegt, die zwischen den dorsoventral verlaufenden respiratorischen Muskeln der Abdominalsegmente sich hinziehen. Im ersten Abdominalsegment beginnend, gehen diese Stränge, zwischen den erwähnten Muskeln sich jedesmal verengend, durch das zweite bis fünfte Segment, um sich ungefähr im sechsten über dem Endarm zu vereinigen.[1]) Nach hinten läuft dort eine Spitze aus, die mit dem Enddarm zusammenhängen soll. Dies und die Angaben von MARK, daß auch *Aspidiotus* und *Lecanium* MALPYGHI'sche Gefäße ohne Lumen haben, bestärkte ihn in seiner Hypothese. Von Bedeutung mag noch sein, daß WITLACZIL erkannte, daß der Inhalt der Pseudovitelluszellen, der „vollkommen wie Eiweißkörner" aussieht, nicht stets der gleiche ist. Einzelne Zellen, meist an der Peripherie, erscheinen heller, ihre Inhaltskörner größer. Das ganze Organ umhüllen stark abgeplattete Zellen.

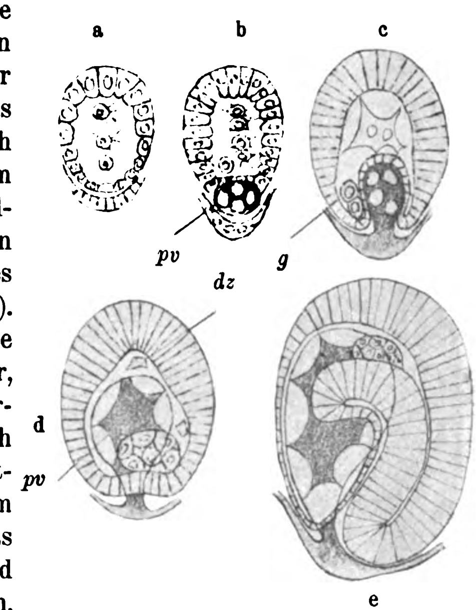
---

[1]) Dies bezieht sich auf *Aphis pelargonii, platanoides, sambuci*; *Chaitophorus populi; Pemphigus bursarius*. Nur bei *Callipterus tiliae* vereinigen sich die Stämme auf der Grenze des 1. und 2. Abdominalsegmentes.



Die Kritik, die der Verf. bezüglich der Antipodenzelle Balbiani's gibt, bleibt unklar, da er die diesbezüglichen eigenen Befunde nicht abgebildet hat.

In seiner ausgezeichneten Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Aphiden stellt Witlaczil (1884) die Entstehung des Pseudovitellus wesentlich anders dar als Metschnikoff. Ihm lag vor allem — neben zahlreichen anderen Aphiden — *Aphis platanoidis* als Material vor. Auf einem Stadium, wo nach Metschnikoff die Abschnürung des „cylindrischen Organs" vom Embryo erfolgt, zeigt das Eiröhrenepithel am hinteren Pol infolge besonders starkem Wachstum einiger Zellen eine Anschwellung. Von diesen wächst, wie es scheint, nur eine einzige Zelle gegen das Ei und verursacht, da sie sich unter schnellem Wachstum durch Teilung in einen Zellhaufen verwandelt, am hinteren Eipole eine Einstülpung des Blastoderms (Textfig. 3 b, c). Einmal fand der Verf. nur eine einzige große Zelle in dieser, meist aber einen runden verschmolzenen Haufen. Durch einen Stiel bleibt der so entstandene Körper mit dem Follikel in Verbindung. Das Protoplasma des Körpers wird früher oder später grünlich, so daß das Gebilde die für den Pseudovitellus charakteristische Färbung bekommt. Je weiter die Masse das Blastoderm vor sich herstülpt, desto dünner werden dessen Zellen an dieser Stelle, während sie an den übrigen Teilen im Gegenteil jetzt besonders hoch werden. Wenn der Pseudovitellus durch sein bedeutendes Wachstum fast die ganze Höhlung des Embryos ausgefüllt hat, schwindet die Blastodermhaut um ihn. Der mit dem Follikel verbindende Stiel aber bleibt noch lange erhalten. Allmäh-



Textfigur 3.
Entstehung des Pseudovitellus in dem vivipar erzeugten Aphidenembryo (*Aphis platanoidis*). a vor der Einwanderung; der Follikel am hinteren Pol des Embryo verdickt. b erste Pseudovitellusanlage (*pv*). c Pseudovitellus durch einen Stiel mit dem Follikel verbunden. Erste Anlage der Gonaden (*g*). d u. e spätere Stadien, *dz* Dotterzelle (nach Witlaczil).

lich treten im Pseudovitellus Zellengrenzen auf, an seiner Oberfläche erscheinen helle, ihn umhüllende Zellen. Innerhalb des Blastoderms ist außer der Genitalanlage nur noch gelegentlich ein Rest der Dotterzellen vorhanden, die Metschnikoff übersehen hatte (Textfig. 3 d).

Nun erfolgt eine zweite Einstülpung an der gleichen Stelle, an der die erste stattfand, die zur Bildung von Amnion und Serosa führt. Durch das Hineinwachsen der den Keimstreifen bildenden Einstülpung wird der umfangreiche Pseudovitellus bei Seite gedrängt, so daß der aufsteigende Teil des Keimstreifs auf der einen, der durch seinen stielförmigen Fortsatz die Serosa durchbohrende Pseudovitellus auf der anderen Seite liegt (Textfig. 3 e).

Dadurch wird die Darstellung Metschnikoff's in vieler Hinsicht modifiziert. Die erste Anschwellung der hinteren Follikelzellen ist ihm entgangen. Sein cylindrisches Organ, dessen Beziehungen zum Follikel er erkannte, entspricht dem Pseudovitelluswulst, ebenso ist das schwindende „zapfenförmige Organ" nichts anderes als der Stiel, an dem dieser noch lange außerhalb des Embryos festsitzt. Nicht ganz klar erscheint das Auftreten der einen grünen Zelle ohne Verbindung mit dem Follikel. Die Grünfärbung tritt eben relativ spät und inkonstant auf.

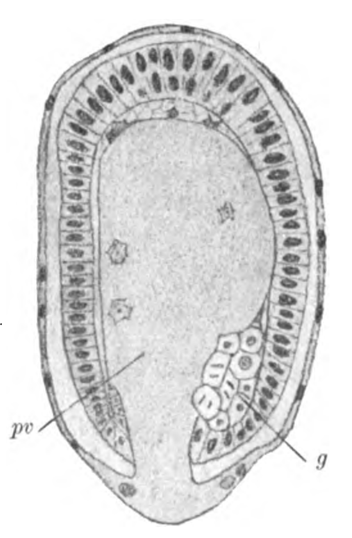
Angesichts einer solchen Entstehung hält Witlaczil natürlich seine Deutung als Malpighi'sches Gefäß nicht mehr aufrecht. Er geht zurück auf die Bezeichnung Pseudovitellus, da man von dem Organ nicht mehr wisse, als daß es dotterähnlich aussehe, ohne Dotter zu sein.

Die unwichtigen Lagebeziehungen des Organs im Laufe der weiteren Entwicklung seien hier übergangen, da sie nur im Zusammenhang mit der übrigen Organogenese darzustellen wären, die uns hier nicht interessiert. Angefügt seien ein paar Angaben über die Färbung des Pseudovitellus, der bei den *Callipterus*-Arten blaßgrünlich, bei *Aphis saliceti* gelblich, bei *Aphis sambuci* dunkelgrün, bei *Dryobius roboris* bräunlichgrün, bei *Pemphipus spirothecae* graulich ist.

Schon 1889 mußten sich die Angaben Witlaczil's eine Nachprüfung gefallen lassen, die wieder allerlei änderte. „Der eigentliche Sachverhalt liegt ganz anders und weit einfacher." „Von seiner ganzen Darstellung ist nur das eine richtig, daß der sekundäre Dotter vom Follikelepithel seinen Ursprung nimmt", schreibt Will, der zum ersten Male in ausgedehntem Maße mit Schnitten gearbeitet hat. Er findet auch, daß die entsprechenden Follikelzellen

sich vergrößern, da sie sich mit den Eiweißkugeln derart anfüllen, daß ihre Kerne degenerieren. Diese Masse nun dringt in das Dotter und Dotterzellen führende Innere des Embryos ein, ohne das Blastoderm vor sich her zu treiben, wie WITLACZIL gemeint hatte. „Daß es sich dabei nicht um Zellen, sondern lediglich um toten Nahrungsdotter handelt, liegt auf der Hand.“ Die Dotterzellen und das Plasma des Embryos werden dabei nicht etwa nach oben gedrängt, sondern von dem vordringenden Strom umflossen, beziehungsweise durchsetzt. Während des ganzen Prozesses der Einwanderung des sekundären Nahrungsdotters ist er durch einen mächtigen, soliden Strang von kernloser Dottersubstanz mit jener Verdickung des Follikelepithels in Verbindung, welche physiologisch einer Plazentenbildung gleichkommen soll, der dem von WITLACZIL abgebildeten sehr unähnlich ist, so daß WILL zweifelt, ob er überhaupt das gleiche vor Augen hatte (Textfig. 4).

Der Pseudovitellus hatte nun von dem Tage seiner Entdeckung an eine Deutung gefunden als echter Dotter, als nur dotterähnliche, unbekannte Masse, als Rudiment einer männlichen Geschlechtsdrüse und als MALPIGHI'sches Gefäß.



Textfigur 4.
Vivipar erzeugter Embryo einer Aphide. Fortgeschrittene Pseudovitellusbildung. Pseudovitellus (*pv*) im Zusammenhang mit der hinteren Follikelwanderung. Geschlechtszellanlage (*g*). (Nach WILL.)

Eine weitere Komplikation kam in die Frage, als KRASSILSTSCHIK (1889) von einer Symbiose von Bakterien mit Aphiden berichtete. Er fand bei einer großen Anzahl von Formen (*Lachnus juglandis*, *Aphis mali*, *Aphis sp.* auf Robinia pseudoacacia, *Aphis tiliae*, *Aphis sp.* (auf Polygonum sacharum, *Aphis sp.* auf Atriplex cupreata, *Pemphigus* ZEA MAYS (?)) stets nur zwischen dem Pseudovitellus und der dorsalen Fettzellenschicht unzweifelhafte Bakterien.[1]) Obwohl die Fettzellen ja auch sonst im Körper weit verbreitet sind, findet man die Bakterien doch nur dort, wo das Pseudovitellusgewebe unterliegt. Nie treten sie in eine der beiden Zellsorten über. Die

[1]) Eine Anzahl anderer Aphiden wurde ohne Erfolg untersucht, doch meint der Verf., daß bei der Kleinheit der Objekte dieser negative Befund nichts aussage.

Form der Bakterien ist verschieden bei den einzelnen Species, innerhalb dieser aber konstant. So messen sie bei *Lachnus juglandis* 10 μ in der Länge, 1,5 μ in der Breite, bei *Aphis tiliae* 1,5 μ in der Länge, 0,3—0,5 μ in der Breite. Am riesigsten sind sie bei *Pemphigus* ZEA MAYS (?), 2 μ Breite, 4—10 μ in der Länge. Bei *Aphis platanoides* (?) fand sich im Körper nichts, dagegen war der Darm, der bei allen anderen Tieren völlig frei ist, vollgestopft von einem äußerst kleinen Bakterium.

KRASSILSTSCHIK ist der Herkunft der Organismen nachgegangen. Der nahliegende Gedanken, daß es sich um eine Infektion von Parasiten durch die Haut oder die natürlichen Öffnungen der Tiere handle, mußte dabei fallen gelassen werden, denn es zeigte sich, daß bereits sämtliche Embryonen im Mutterleib auf frühen Stadien infiziert werden: „Dans le dos futur et sous la serosa on peut voir d'une manière on ne peut plus claire une couche continue de bacilles qui croissent en fils puissants de Leptothrix.“ „Les bacilles restent clos, dans le jeune puceron, au-dessous de l'hypoderme et au-dessus du pseudo-vitellus et de l'appareil génital embryonnaire.“ Später zerfallen die Fäden in die einzelnen Stäbchen.

Bei der einen Form, die die Bakterien im Darm aufwies, fand sich durchweg auch der Darm der sämtlichen Embryonen im Mutterleib damit erfüllt.

Bei der Überlegung über den Wert der Erscheinung scheidet KRASSILSTSCHIK die Deutung als Saprophyten oder Parasiten aus. Er gibt ihnen die Bezeichnung „Biophyten“ und will damit sagen, daß es sich um nicht nur harmlose Commensalen, sondern um eine Art Symbionten handeln müsse. Den Nutzen des Zusammenlebens kann er natürlich nicht angeben, aber er erscheint ihm „évident“. Möglicherweise sei die Existenz des Pseudovittellus bedingt durch die Bakterien, mit dem sie in Korrelation erscheinen. Nie war von einer Schädigung der Tiere bezüglich ihrer Organsysteme oder ihrer Vermehrungstätigkeit etwas zu bemerken.

Zum Schluß fügt KRASSILSTSCHIK an, daß es ihm gelungen sei, die Bakterien zu kultivieren; dies teilte er dann auch noch 1900 auf einer Versammlung russischer Naturforscher ausführlicher mit.

1892 berichtet CHOLODKOWSKY, daß er auf Schnitten durch *Lachnus*-Männchen außer den Pseudovitelluszellen an den Grenzen des Fettkörpers Zellen gefunden habe, deren körniger Inhalt auch den Gedanken an Bakterien nahe lege, widerruft aber diese Vermutung auf die Erklärung einiger Botaniker hin in einer Nachschrift, sicher mit Recht.

Im gleichen Jahre teilt KRASSILSTSCHIK mit, daß er auch bei *Phylloxera* (Wurzelform) Pseudovitelluszellen gefunden habe in Form sehr großer, massiger Zellen und feinkörnigem Protoplasma. In frischem Zustand seien sie gelblich, bilden aber kein zusammenhängendes Organ, wie die echten Aphiden, sondern sind im Fettgewebe zerstreut. DREYFUS bezweifelt aber (1894) die Existenz des Pseudovitellus, in seinen Mitteilungen, die auch sonst eine sehr scharfe Kritik der Angaben KRASSILSTSCHIK's bedeuten. Dazu kommt, daß WITLACZIL schreibt, daß er bei *Phylloxera quercus* keinen Pseudovitellus gefunden habe. Wenn KRASSILSTSCHIK als Beweis für seine Ansicht die merkwürdigen Gebilde anführt, die BALBIANI für die Eier der Rebläuse entdeckte, so ist diese Homologisierung nicht gestattet. Denn jenes mit Zellen überzogene Stielchen, das am hinteren Pol in jedes Ei ragt, nimmt keinen Anteil an der Entwicklung, sondern ist noch in der leeren Eischale erhalten. Es bleibt somit sehr wahrscheinlich, daß die den Aphiden ja auch sonst anatomisch etwas ferner stehende *Phylloxera* des Pseudovitellus entbehrt.

Die in erster Linie systematische Arbeit AL. MORDWILKO's „Zur Fauna und Anatomie der Familie der Aphididen“ (russisch) (1894—1895) enthält in ihrem Kapitel über den Pseudovitellus nichts Neues. Dagegen können wir aus der Monographie FLÖGEL's (1904—1905) über die Johannesbeer-Blattlaus, *Aphis ribis* L., noch einige Details zu unserer Kenntnis des rätselhaften Organs nachtragen. Er bildet zum ersten Mal Schnitte durch ein in der Entwicklung etwas fortgeschrittenes Winterei ab, aus denen das weitere Schicksal der kugelrunden Pseudovitelluskugel, wie sie BALBIANI's Untersuchungen verlassen haben, zu entnehmen ist. Als lockerer rundlicher Haufen liegt er von den Ovarien kopfwärts über der mächtigen Bauchmarkanlage, zu einer Zeit, wo die Extremitäten schon wohl entwickelt sind. Zurzeit der Herstellung der Kontinuität des Darmtractus wird er in Zellen oberhalb und unterhalb desselben zerteilt (Textfig. 5, 6). Weiter werden auf einer Figur in den „Eiweißkugeln“ die Kerne BALBIANI's abgebildet, aber nicht weiter berücksichtigt, da FLÖGEL zur Frage nach dem Zellenwert dieser Körper überhaupt keine Stellung nimmt, sondern die Hypothese von der ernährenden Funktion für das wahrscheinlichste hält. — Angefügt sei noch, daß im Spätherbst sich „Greisinnen“ fanden, agame Weibchen, die eine völlige Destruktion der Embryonen erlitten haben, derart, daß die Ovarien stark rudimentiert waren, der ganze Leib dagegen mit Fettmassen erfüllt und kein Pseudovitellus mehr konstatiert werden konnte.

HENNEGUY bringt endlich noch (1904) unveröffentlichte Figuren des verstorbenen BALBIANI, die die Entstehung des Pseudovitellus im parthenogenetischen Embryo illustrieren. Wieder lauten die Angaben dahin, daß das Follikelepithel dabei in einer merkwürdigen Weise eine Rolle spielt und daß der Pseudovitellus eine von außen in den Embryo hineingewachsene Masse darstellt. Am hinteren Ende des Follikels bildet sich eine beträchtliche sackförmige An-



5 6

Textfigur 5 u. 6. Embryonen von *Aphis ribis* L.

Fig. 5. Vor der Darmbildung, die Pseudovitelluszellen granuliert, die Geschlechtszellen dunkel. Fig. 6. Die Pseudovitelluszellen werden durch den Darmtraktus in zwei Teile getrennt. (Nach FLÖGEL.)

schwellung, von der aus nach Vollendung der Blastodermbildung zunächst wieder (wie in der oviparen Generation) nur eine Zelle einwandern soll (auf den Zeichnungen nicht sichtbar). „Cette cellule augmente de volume, et se couvre de petites cellules-filles nées probablement par bourgeonnement. Il en résulte, à la partie postérieure

de l'embryon, la formation d'une sorte de champignon, implanté par son pied dans la protubérance épithéliale, et dont le chapeau refoule la masse vitelline.“ Wiederum wird diese Masse als noch lange mit einem Stiel an der Hülle des Embryos verankert bezeichnet.

HENNEGUY räumt ein, daß die Anschauungen BALBIANI's von einer Art Befruchtungsvorgang, die Deutung des Pseudovitellus als „masse androblastique“, heute unhaltbar sind, aber obwohl sich ihm die Ähnlichkeit der im Pseudovitellus eingeschlossenen Körperchen mit den Bakterioiden der Blattiden [1]) selbst aufdrängt, bleibt er doch dabei, beides könnten Krystalloide sein.

„En résume, il est impossible, actuellement de se prononcer sur la véritable signification de la masse polaire et de la masse verte des Aphidiens, dont l'existence et l'évolution constituent la particularité la plus remarquable de la ontogénie de ces Insectes.“

Erst 1910 wurde dem Pseudovitellus seine unzweifelhaft richtige Stellung eingeräumt, als PIERANTONI und ŠULC unabhängig voneinander, ersterer zeitlich etwas früher, erklärten, daß in den kleinen runden Komponenten des Pseudovitellus Pilze zu sehen seien, die in gesetzmäßigem Abhängigkeitsverhältnis von der Aphide leben. PIERANTONI konnte Kulturen der Organismen auf Kartoffeln züchten, beobachtete, daß sie sich hantelförmig zerschnürend teilen, was allerdings schon BALBIANI (1871) gesehen hatte und teilt mit, daß in den Kulturen für Saccharomyceten typische Sproßverbände auftreten. Entsprechend den verschiedenen Farben der Pilze am Wirtstier bekamen die Kulturen grüne, gelbe, rötliche Töne.

Auch ŠULC schließt die Körper der von ihm aufgestellten Reihe von Symbionten an, erklärt sie ebenfalls für Saccharomyceten und nennt die Form aus *Aphis amenticola* Schizosaccharomyces aphidis n. sp.; sie ist kreisrund, wie ihre Verwandten, trägt hier und da eine Vacuole in sich, teilt sich quer, nicht immer in gleiche Teile. ŠULC konnte auch bei Chermiden Symbionten nachweisen, von denen HENNEGUY (1904) behauptet hatte, daß ihnen ein Analogon zu dem Pseudovitellus fehle. Sie leben auch hier in eigenen Zellen und sind bei den einzelnen Arten ziemlich verschieden. ŠULC beschreibt einen Schizosaccharomyces Chermetis strobilobii n. sp. und einen Schizosaccharomyces Chermetis abietis n. sp.

Mit dieser Deutung fällt Licht auf die vielgestaltigen Angaben über die Entstehung des Körpers, in denen wir immer wieder auf eine Mitwirkung der außerhalb des Eies bzw. der Embryonen ge-

[1]) Siehe dieses Kapitel.

legenen Gewebe (Follikel, Antipodenzelle usw.) gestoßen sind. Es steht aber die Untersuchung noch aus, wie weit nun unter dem neuen Gesichtspunkt einer Infektion diese Angaben sich klären.

2. Der Pseudovitellus der Cocciden.

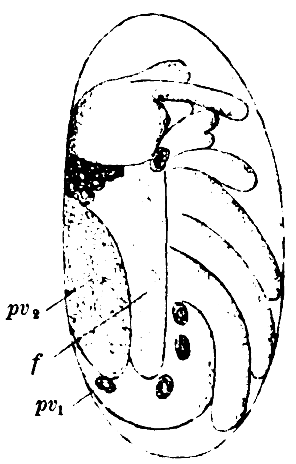
Bei den Cocciden geht die Geschichte der Symbionten noch etwas weiter zurück als bei den Aphiden. LEYDIG berichtet 1854 in seinen Beiträgen zur Anatomie von *Coccus hesperidum* anhangsweise, daß er in der Leibeshöhle fast aller erwachsenen Individuen eigentümliche Körperchen in größter Menge fand, die durchaus an Pseudonavizellen erinnerten. Es sind spindelförmige, scharfumrissene Gebilde von 0,004 mm Länge, die nie in Zellen eingeschlossen sind. Mit gewohnter Gewissenhaftigkeit schildert er ihre Vermehrungsweise: die eine Spitze wächst etwas in gerader Richtung, dann verdickt sich dieser Fortsatz zu einem birnförmigen Körperchen. Während es wächst und die Gestalt des Mutterindividuums annimmt, biegt es in einem Winkel zu diesem ab. Wenn es die Größe des Ausgangstieres erreicht hat, löst es sich.

METSCHNIKOFF erweiterte dann 1866 in seinen embryologischen Studien die Kenntnis der Cocciden, indem er zum ersten Male Entwicklungsgeschichtliches bringt. Sein Objekt ist *Aspidiotus nerii*, die auf den Blättern des Oleander schmarotzeude Form. Sie ist vivipar, die Verhältnisse liegen also wie bei den Aphiden. Dementsprechend treten auch erst nach Bildung eines Blastoderms die Zellen auf, die hier unzweifelhaft dem Pseudovitellus homolog sind. Mit der Amnion und Serosa bildenden Einstülpung des Blastoderms rücken Zellen ins Innere mit anfangs farblosem, granuliertem Plasma. Bald wird dieses jedoch braun. Außer durch die Farbe unterscheiden sie sich von denen der Aphiden dadurch, daß sie kein geschlossenes Gewebe bilden, sondern ganz zerstreute Zellen, und daß sie „eine rückschreitende Metamorphose erfahren, infolge deren sie sich ganz auflösen". Die Zellen füllen sich mit schwarzen Körnchen, verlieren dabei ihren Kern; die Reste verschmelzen zu größeren Komplexen und erscheinen nur noch als feinkörnige Massen, die sich endlich im ganzen Körper des Tieres verbreiten, so daß die letzten Spuren des „zelligen Dotters" verschwinden. Hätte hier METSCHNIKOFF an die ergänzende Beobachtung LEYDIG's an ausgewachsenen Tieren angeknüpft, so hätte er vielleicht den Schlüssel zu der Erscheinung gefunden (Textfig. 7).

LEYDIG kommt 1860 in seiner Naturgeschichte der Daphniden nochmals auf jene Körper aus Coccus zurück und identifiziert sie

mit dem von LEBERT beschriebenen Erreger der Seidenraupenkrankheit, *Pachistophyton ovatum.* Wenn er meint, daß es der gleiche Organismus ist, den er gelegentlich in verschiedenen Cladoceren und den Muskeln der Spinnen gefunden hat, so geht er mit der Identifizierung wohl zu weit. LEBERT und NAEGELI hielten dafür, daß es sich um eine einzellige Alge handle, LEYDIG vergleicht die Form mit psorospermähnlichen Gebilden.

MARK's Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cocciden (1877) berühren die LEYDIG'schen Körperchen nicht, wohl aber die Studien PUTNAM's an *Pulvinaria innumerabilis* (1877)[1]), die uns eine weitere wichtige Mitteilung bringen, deren Bedeutung wir allerdings wieder erst von dem heutigen Stand der Kenntnisse aus beurteilen können. PUTNAM findet in seinen Tieren Körper, die bald oval, bald an einem Ende spitz ausgezogen sind. Im Innern lassen sich Körnchen darstellen, die eine Randzone freilassen. Besonders liegen sie an den Ovarien in Menge. Wenn die Nährkrone der einzelnenEier erschöpft ist und degeneriert, erscheinen in ihr eine Anzahl derselben, des weiteren aber auch unter dem Chorion, zwischen ihm und dem Dotter. Häufig konnte der Untersucher 5—20 und mehr der Organismen dort finden. Wir werden in der Folge sehen, daß damit tatsächlich die Infektion des Eies beobachtet wurde, die bei einem Teil der Cocciden, im Gegensatz zu Aphiden und anderen am vorderen Pol vor sich geht. PUTNAM nimmt an, daß die „Pseudonavicellen“ vielleicht durch Risse durchs Chorion dringen, die im Zusammenhang mit dem Verfall der Nährkrone entstehen. Anfangs glaubte er, daß es sich um Spermatophoren handle und daß die Körnchen in ihnen den Spermien entsprechen, die auf diese Weise befruchten. Er kommt aber wieder



Textfigur 7.
Vivipar erzeugter Embryo von *Aspidiotus nerii.*
pv_1 = Pseudovitelluszellen mit braunem Inhalt.
pv_2 = aus diesen entstandene nicht-zellige Masse.
f = Fettgewebe.
(Nach METSCHNIKOFF.)

[1]) S. DUMAN PUTNAM, Biological and other notes on Coccidae I. in: Proc. Davenport Acad. nat. Sc. vol. 2 1877, nicht 1880, wie bei CARUS, in: Zool. Jahresber. zu finden ist, was wohl der Ausgangspunkt der gleichen falschen Angaben von MONIEZ und VEJSDOVSKY (1906) ist.

davon ab und kann sich auch mit der LEYDIG'schen Bezeichnung „Pseudonavicellen“ nicht befreunden.

BALBIANI stellt die Körper in den Leçons sur les Sporozoaires (1887) zu den Microsporidien, LABBÉ (1899) im Tierreich unter die Sporozoa incerta.

Neu studiert wurde das LEYDIG'sche Objekt (1887) von MONIEZ. Er fand die Organismen im Blut aller Individuen zu allen Alterszeiten. Sie haben nichts zu tun mit den Seitenraupenparasiten und ebensowenig mit Microsporidien. MONIEZ teilt mit, daß eine Conidienbildung zu beobachten ist, wobei die Conidien sitzend sein können oder ein Stielchen besitzen. Oft sitzen zwei an einem Mutterindividuum. Die Mycelien können eine Anzahl Einschnürungen aufweisen, die Conidien homolog sein sollen und so eine Länge von 50 und 60 μ erreichen.

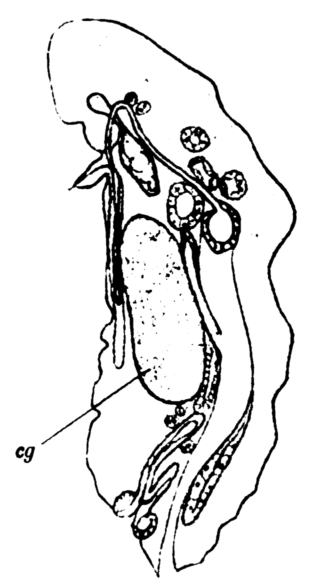
Weiterhin finden sich Ascosporen, wenn auch recht selten, ihre Form ist variabel, manchmal sind sie bis 40 μ und mehr lang, sie sind voll von länglich ovalen Sporen. MONIEZ gibt dem Pilz den Namen *Lecaniascus polymorphus*.

Die Differenzen zwischen diesem Lecaniascus und dem bisher bei Cocciden Beschriebenen sind aber so groß, daß es wahrscheinlich erscheinen muß, daß es sich um verschiedene Dinge handelt. Es handelt sich möglicherweise um eine Masseninfektion lediglich parasitischer Natur, wie solche ja auch sonst wiederholt beschrieben worden sind. METSCHNIKOFF hat in *Daphnia magna* (1884) Sproßpilze beobachtet (Monospora bicuspidata), BÜTSCHLI beschrieb einen Pilz aus einem freilebenden Nematoden (*Tylenchus pellucidus*, 1876), BALBIANI erwähnt Saccharomyceten im Blut von *Blatta* (1886), MERCIER Hefen im Körper der *Blatta* (1906).

Es schließen sich in der historischen Entwicklung unseres Gegenstandes BERLESE's Mitteilungen über *Dactylopius* an (1893). In einer Arbeit, die mir unzugänglich geblieben war, beschreibt er in kurzen Zügen ein ovales Organ („corpo ovale“, „corpo giallo“) von orangeroter Farbe. Es liegt als voluminöse Masse unpaar unter dem Darm auf der Bauchseite, etwa ein Drittel von der gesamten Tierlänge betragend. Ich gebe eine Abbildung (Textfig. 8) aus dem Insektenwerk BERLESE's, der dort hinzu schreibt: „per la struttura le cellule differiscono grandemente dal restante tessuto adiposo, sebbene esse pure contengano abbondanti riserve di grasso assieme ad altre d'altra natura. Si retiene che si tratti di una speciale differenziazione del tessuto adiposo a scopo di articolare deposito di sostanze nutritive plastiche“ und erwähnt noch, daß das merkwürdige Organ beim

Weibchen größer sei, als beim Männchen. In der Folge hat sich, wie wir sehen werden, auch dies als ein Pilzorgan herausgestellt.

P. Lindner (1895) beobachtete in einer Schildlaus der Myste (*Aspidiotus nerii*) Organismen, die er mit Sicherheit für Hefepilze erklärte (*Saccharomyces apiculatus* var. *parasiticus*). Sie haben große Ähnlichkeit mit den von Leydig u. a. beschriebenen Formen. Wichtig ist an dieser kurzen Mitteilung außer dieser systematischen Einordnung die Beobachtung, daß die Eier der Tiere bereits infiziert werden und zwar am hinteren Pol, also nicht an der von Putnam beschriebenen Stelle; denn tatsächlich stellte sich in der Folge heraus, daß bei den Cocciden diese beiden Modi vorkommen. Die verschiedensten Versuche, die Hefe zu züchten, schlugen fehl, obwohl der Untersucher ein Gährungstechniker von Fach ist.



Textfigur 8.
Sagittaler Schnitt durch *Dactylopius citri*. *cg* = corpo giallo (dem Pseudovitellus entsprechendes unpaares Organ.) (Nach Berlese.)

Die Mitteilungen über solche Symbionten mehrten sich nun immer mehr bei den Cocciden. Königsberger und Zimmermann (1901) beschreiben sie aus *Lecanium viride*.[1]) Berlese (1905) fand sie bei *Ceroplastes rusci* und gelangt zu künstlichen Kulturen. Die Umrisse der *Oospora saccardiana* Berl. sind ähnlich dem *Saccharomyces apiculatus* und damit dem von Leydig beschriebenen Pilz, länglich oval, oder an einem Ende spitz (zitronenförmig) und variabel nach den Altersstadien der Tiere. In jungen Larven sind sie im allgemeinen kleiner, als in erwachsenen Tieren. Während im Wirtstier nie eine Mycelbildung zu betrachten ist, tritt diese sofort auf künstlichen Nährböden auf (besonders geeignet Gelatine). Der Pilz ist sauerstoff bedürftig. Berlese schätzt die Zahl der Individuen in einem Tier auf 60—70 Tausend (Textfig. 18).

Auch bei *Kermes quercus* L. und *Physokermes abietis* konnte Šulc 1906 ganz ähnliche Organismen nachweisen. Im ersteren Fall haben sie eine schlankere Form als bei *Ceroplastes rusci*, sind an einer Seite

---

[1]) in: Mededeel. uit Slands Plantentuin vol. 44 Batavia 1901, mir unzugänglich.

spitz, an der anderen rund, oder an beiden spitz, der Kern ist fast so groß wie der quere Durchmesser des Pilzes. Die Vermehrung geht durch einzelne, terminale Knospung vor sich. Selten kommen Schläuche mit 2,3 Kernen vor (*Kermincola kermesina* ŠULC). Bei *Physokermes* handelt es sich um eine andere Species (*K. physokermina*) von gedrungener, meist tränenförmiger Gestalt. ŠULC teilt dies ohne Berücksichtigung der Literatur mit (Textfig. 19, 20).

VEJDOOSKY hat jedoch Bemerkungen zu dieser Mitteilung geschrieben (1906), die eingehende Angaben über den Bau der Organismen enthalten, auf die wir später noch werden zu sprechen kommen. Er weist ferner Analogien in der Literatur nach und konstatiert, daß sich die Pilze, die er entschieden für Saccharomyceten erklärt, nicht nur, wie ŠULC angab, in der Lymphe, sondern in Menge auch in den Fettzellen finden, die durch eine allzu heftige Invasion sogar zugrunde gehen können. Es wird über die Bedeutung der Gedanke ausgesprochen, daß sie darin liege, daß die Pilze am Ende der Entwicklung die Substanzen der Mutter aufzehrten, um diese so zu dem schützenden Schild für die Nachkommen geeignet zu machen.

STEHLIK fand in den Geweben einer anderen Coccide, *Pulvinaria ribesiae*, viel kleinere Organismen als ŠULC in Massen (unveröffentlicht; nach VEIDOVSKY).

A. CONTE und L. FAUCHERON berichteten dann 1907 ohne jede Rücksicht auf die bisher gemachten Funde (1907) über Hefen im Fettkörper verschiedener Cocciden. (*Lecanium hemisphaericum*, *Lec. oleae*, *Lec. hesperidum*, *Pulvinaria floccifera*). Die Formen [1]) sind ähnliche wie schon beschrieben. Von Bedeutung ist, daß auch in künstlichen Kulturen, die mit verschiedenen Böden gelangen, nie Mycelien auftraten, wohl aber in alten Stämmen Enzystierungen, die denen glichen, die die Autoren in abgestorbenen Tieren antrafen. Weiterhin fanden auch sie die Bilder wieder, die PUTNAM schon 1877 bei einer Pulvinarie abbildete, die die Pilze unter dem Chorion der Eier und gelegentlich auch mitten im Dotter zeigen und deuteten sie jetzt richtig als den Modus der Infektion der Nachkommenschaft. Sie sprechen sich für eine Symbiose aus, die eine physiologische Bedeutung hat. [2])

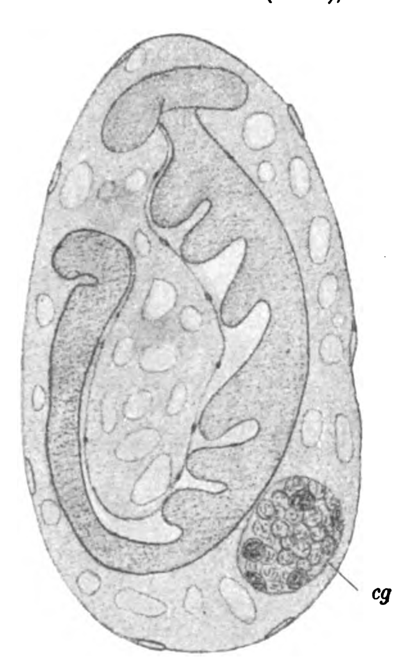
---

[1]) Bezieht sich alles auf *Lec. hemisphaericum*; die übrigen wurden nur flüchtig untersucht und etwas anders befunden.

[2]) 1907 veröffentlichte P. LINDNER in der „Wochenschrift für Brauerei" einen Aufsatz, in dem er — ausgehend von dem Vorkommen „parasitischer" Hefen in Schildläusen des Epheus — hierin eine Möglichkeit sieht, durch Auspflanzen von damit behaftetem Epheu in Nonnengebieten die Nonnenraupen mit dem Pilz zu



Es bleiben uns noch vier Mitteilungen von PIERANTONI (1909 [*Icerya purchasi*], 1910 [*Dactylopius citri*], 1910 [*Icerya, Dactylopius, Coccus cacti*], 1910 [*Icerya*]), die eine Anzahl interessanter Fakta mitteilen. Die Angaben BERLESE's über *Dactylopius* konnte er vor allem — abgesehen davon, daß er ihnen die richtige Deutung gab — dahin vervollständigen, daß er die Infektion beobachtete. Es geschieht diese, wie es schon vor ihm PUTMANN beschrieben und abgebildet hatte (1877!) und A. CONTE und L. FAUCHERON (1907), wie eben erwähnt, bestätigten,[1]) derart, daß die Organismen in der Region zwischen Nährzellgruppe und Ovocyte eindringen, und sich von dort in letztere begeben. Gewöhnlich finden sie sich nur in den Zellen des Mycetoms und zwar in eigenen, mit einer Membran umschlossenen Bläschen, die den Kern einbuchten; sie besitzen eine längliche Form. Es infizieren nun nicht einzelne Individuen, sondern etwa 20 solcher cystenartiger Gebilde, die durch Platzen in die Leibeshöhle gelangen. Im ungefurchten Ei bilden sie eine rundliche Masse, die frei im Dotter liegt. Auch bei der Entwicklung des Eies behält sie lange die unabhängige Lage bei, nur daß frühzeitig embryonale Zellen sie umhüllen und in sie eindringen; sie liegt in der Dorsalregion des Tieres, wird schließlich in die Leibeshöhle eingeschlossen und stellt dann den unpaaren Körper der Imago dar (Textfig. 9). Es ist PIERANTONI nicht gelungen, das Organ in männlichen Tieren wiederzufinden, so daß es möglich ist, daß es diesen fehlt oder wenigstens in schwächerem



Textfigur 9.
Embryo von *Dactylopius citri*.
cg = corpo giallo, das pilzführende Organ. (Nach PIERANTONI.)

infizieren und sie so zu bekämpfen!! LINDINGER macht gelegentlich eines Referates dieser merkwürdigen Mitteilung darauf aufmerksam, daß die von *Sacchar. apiculatus* var. *parasiticus* bewohnten Tiere keine *Aspidiotus nerii* sein könnten, wie LINDNER meinte, sondern daß es sich um ein *Lecanium* handelt.

[1]) PIERANTONI sind beide Arbeiten entgangen.

Maße entwickelt ist. Von den Symbionten glaubt er, daß es wahrscheinlich Bakterien sind.

Die andere Coccide, mit der er sich beschäftigte, zeigt teilweise recht verschiedene Verhältnisse. *Icerya purchasi* besitzt wie *Dactylopius* Mycetome, aber zwei, zu beiden Seiten des Darmes, von gelblicher Färbung, und hat außerdem noch die gleichen Organismen, die im Mycetom leben, in der Leibeshöhle und zwischen den Eischläuchen. Hier dringen sie aber am hinteren, vegetativen Pol in die Follikelzellen und von da in das Ei selbst ein, so daß hundert bis hundertzwanzig runde oder längliche Körperchen dicht an der Peripherie des reifen Eies zu finden sind.[1]) Bei der Embryonalentwicklung verhält die Masse sich ähnlich wie bei *Dactylopius*, nur wird sie später in zwei Teile zerlegt. PIERANTONI bezeichnet die Eintrittsstelle als Mikropyle und stützt darauf noch zu erwähnende Vermutungen.

Interessant ist, daß die Organismen sich bald nach der Blastodermbildung verlängern und schlauchförmig sich dicht durchflechten sie erfüllen nun kleine Syncytien, die in ihrer Gesamtheit von einem Epithel überzogen sind. PIERANTONI sieht darin den Ausdruck einer regen Vermehrungstätigkeit. Wenn die Larve ausgeschlüpft ist, wachsen die beiden Teile des Organs in die Länge. „Allora per un nuovo processo che va interpretato come una esagerazione del normale processo di divisione, i blastomiceti assumono forma molto allungata, quasi di minuscoli vermi, che poi si frammentano in tanti pezzetti di cui ciascuno va a formare un nuovo individuo.“

So entstehen sehr zahlreiche rundliche und längliche Gebilde, die sich dann im erwachsenen Tier ausschließlich finden. Ein Teil von ihnen tritt durch das Epithel nach außen, wird dabei merkwürdigerweise etwas größer und viel intensiver färbbar. So findet man die Organismen stets in der Leibeshöhle und bei der Infektion. Die runden Zustände teilen sich mittendurch. In den Kulturen dagegen, die PIERANTONI mit künstlichen Nährböden gelangen, trat typische Knospenbildung auf, wie er sie im Wirtstier nur selten, vor allem in der Leibeshöhle beobachtete.

Auch bei *Coccus cacti* fand der gleiche Autor sehr zahlreiche Mycetocyten, das Männchen soll wiederum keine besitzen. PIERANTONI will die Form weiter studieren und denkt an die Möglichkeit, daß die Mikroorganismen hier einen Anteil bei der Farbstoffbildung besitzen.

---

[1]) Die Infektion geschieht also hier wie bei LINDNER kurz beschrieben (1895). PIERANTONI ist das entgangen.

Šulc (1910) hat auch eine Anzahl Cocciden untersucht. Er teilt uns mit, daß die Orthezinen sehr kleine, bakterienartige Organismen bewohnen. Die Coccinen haben konzentrierte Mycetome, im Gegensatz zu Pierantoni findet er sie in beiden Geschlechtern. Die Lecaninen beherbergen Pilze in der Lymphe und in zerstreuten Zellen, die Diaspidinen haben zerstreute Mycetocyten, aber keine freien Pilze.

3. Der Pseudovitellus der Aleurodiden.

Diese merkwürdige Insektengruppe, in der man ein Bindeglied zwischen Aphiden und Cocciden sehen darf, entbehrt auch nicht eines Analogons zu den Symbionten dieser beiden Gruppen, besitzt aber, wie meine Untersuchungen lehren werden, gewisse, nur ihr eigentümliche Charakteristika. Den ersten Hinweis auf das betreffende Organ finde ich bei Signoret (1867), der als erster den Tieren mehr Aufmerksamkeit schenkte. Er schreibt (p. 370): „Les œufs sont ovalaires, allongés et pédonculés, jaunâtres au moment de la ponte, laissant voir par transparence l'embryon se former et un corps jaune que nous voyons persister dans les larves."[1]) Ich gebe die primitive Figur hierzu wieder (Textfig. 10), die die Symbionten, die, wie ich fand, den gelben Körper darstellen, unabhängig vom Keimstreif im Dotter liegend zeigt. An weiteren Angaben findet sich nichts in der Literatur, abgesehen von dem lediglichen Vermerk, daß auch diese Tiere einen Pseudovitellus besitzen. Auch Šulc erwähnt lediglich, daß er bei *Aleurodes proletella* Mycetocyten gefunden habe.



Textfigur 10.
Embryo von *Aleurodes* über dem Keimstreif die Pseudovitellusanlage. (Nach Signoret, 1867.)

4. Der Pseudovitellus der Psylliden.

Daß auch *Psylla crataegi* des Pseudovitellus nicht entbehre, wies Metschnikoff (1866) zuerst nach.[2]) Hier wird das Ei unentwickelt abgelegt, so daß wir den Wintereiern der Aphiden analoge Zustände antreffen. „Während das Ei im Wachstum begriffen ist, erfährt der unterste Teil der Keimfachwandung folgende Veränderung. Die

[1]) Von mir gesperrt.
[2]) Leider ohne jede Abbildung.

früher so deutlich differenzierten cylindrischen Zellen des bezeichneten Teiles fangen an miteinander zu verschmelzen, wobei sie ihre Kerne und Kernkörperchen verlieren und schlechtweg in eine strukturlose Masse übergehen. Diese Masse wird scharf von den seitlich liegenden, sehr deutlichen Zellen begrenzt und nimmt bald eine mehr abgerundete Gesamtform an. Allmählich gestaltet sie sich zu einem kugelförmigen Körper, welcher nun mehr und mehr seine Lage verändert, indem er sich in die Höhe schiebt und dabei von dem feinkörnigen an der Peripherie des Eies liegenden Dotter umgeben wird. In gleicher Zeit wird eine derartige Veränderung in der Zusammensetzung des runden Körpers bemerkbar, daß dieser aus einer Anzahl Eiweißkörperchen bestehend erscheint. — Es erweist sich also mit absoluter Bestimmtheit, daß der runde Körper, welcher die erste Anlage des sekundären Dotters darstellt, einen umgewandelten Teil eines Keimfachwandungsabschnittes repräsentiert und daß er uns also zum ersten Male mit solchen Gebilden bekannt macht, welche nicht aus dem Ei, sondern aus einem Teile des mütterlichen Körpers ihren Ursprung nehmen". Dieser Körper findet sich schon in den Eiern, die erst etwa die Hälfte ihrer definitiven Größe erreicht haben.

Wenn das Blastoderm sich gebildet hat, erscheinen auch Kerne in dem Körper, der durch eine ihn einhüllende Körnerschicht ein rötliches Aussehen bekommt. Später tritt das „runde Organ" in das noch mit Dotter gefüllte Abdomen über und wird in das untere Körperende eingeschlossen. Dabei nimmt es an Größe, besonders an Breite zu. In den spätesten Phasen des embryonalen Lebens teilt sich das Organ in jederseits drei Lappen. Die runden Zellen besitzen deutliche Grenzen. Zwischen ihnen und außen um das ganze Organ liegt eine feinkörnige, braunrote Substanz.

Bei den Larven nimmt die Größe weiter zu, bei den Imagines werden die Zellen nicht mehr von den bisherigen Eiweißkörperchen erfüllt, sondern enthalten eine stark lichtbrechende fettartige Substanz. Die nahe Lage der Geschlechtsorgane bestärkt Metschnikoff in seiner Ansicht, daß diese als Fortpflanzungsmaterial zu gelten habe.

1885 bestätigte diese Angaben Em. Witlaczil in einer Untersuchung über die Anatomie der Psylliden, die sich auf eine Anzahl Formen bezieht. Überall fand sich der große gelappte Körper, eng mit Darm und Geschlechtsorganen verknüpft. Auch er findet immer zwei verschiedene Zellsorten, von denen die eine rötlich gefärbt ist, die anderen, größeren, hell und sehr feinkörnig sind, mit kaum zu unterscheidenden Zellgrenzen. Auf manchen Schnitten aber, so bei

Larven von *Troiza urticae* und bei Imagines von *Psylla buxi* und *försteri*, fand er die Zellen des Pseudovitellus gefüllt mit mehr oder weniger großen Bläschen, die ähnlich solchen durch Fettextraktionen entstandenen erschienen. Wie sein Vorgänger konnte er am hinteren Pol der Eier die erste Anlage des Organs finden, das an einem Stielchen in den Follikel eingelassen ist. Er betont nachdrücklich die völlige Homologie mit dem Pseudovitellus der Aphiden (Textfig. 11).

Die wahre Natur des Organs erkannten 1910 Pierantoni und Šulc. Ersterer erwähnt lediglich, daß es sicher ebenso gut ein Pilzorgan sei, wie die entsprechenden Gebilde der Aphiden und Cocciden. Šulc isolierte in Zupfpräparaten von *Aphalara calthae* die darin enthaltenen Pilze. Es fanden sich merkwürdigerweise zwei verschiedene Formen, die lediglich durch ihre Dimensionen differierten, außerdem aber ein weiterer Pilz, der ein beträchtlich anderes Aussehen hatte (*Cicadomyces Aphalarae calthae* n. sp. forma I, forma II; *Schizosaccharomyces Aphalarae calthae* n. sp.).

Textfigur 11.
Eiröhre einer Psyllide. Das größte Ei mit der Pseudovitellusanlage am hinteren Ende. (Nach Witlaczil.)

Psylla försteri enthielt einen Schizosaccharomyces, der deutlich einer anderen Spezies angehörte (*Schizosacch. Psyllae försteri* Šulc). Man ersieht daraus, wie mannigfach offenbar die Formengruppe ist, um die es sich hier handelt und ferner, daß Untersuchungen nötig sind, die den ganzen Entwicklungszyklus der Formen festlegen, um diese Mannigfaltigkeit nicht vielleicht zu überschätzen.

5. Rätselhafte Organe bei Cicaden und Cicadelliden.

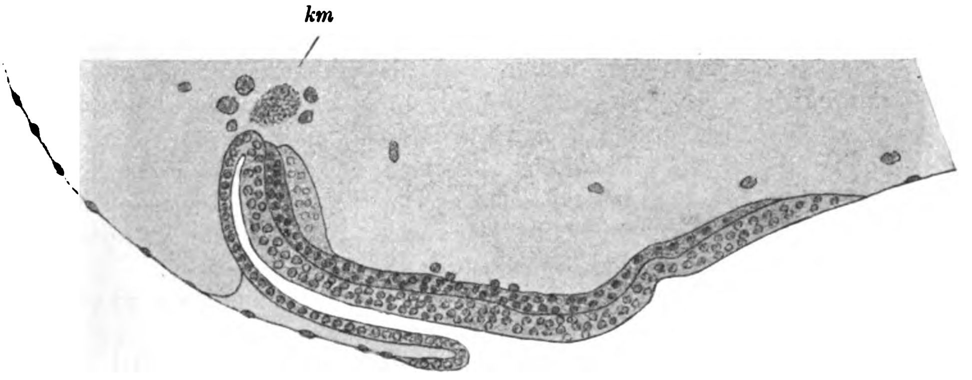
HEYMONS gibt 1899 Nachricht von einem merkwürdigen Gebilde, das ihm in den Eiern und Embryonen der Cicaden aufgestoßen war. Er findet bei *Cicada septemdecim* in allen untersuchten, jüngsten Embryonen ein eigentümliches Gebilde von ovaler Gestalt dicht vor dem hinteren Pol im Dotter. „Es setzt sich aus einer großen Masse kleiner Kügelchen oder Körnchen zusammen, die vollkommen homogen erscheinen und sich mit den gebräuchlichen Kerntinktionsmitteln (Hämatoxylin, Karminfarbstoffe) nicht färben lassen. Zwischen den kleinen sind einige etwas größere Körner von polygonaler Gestalt eingestreut. Die ganze Masse, welche den Eindruck einer feinkörnigen Dottersubstanz macht, ist endlich noch von einer sehr zarten Membran umgeben, durch welche die äußere Begrenzung gegen den Nahrungsdotter gebildet wird.“ Diese Membran soll ein Derivat des den Nahrungsdotter durchsetzenden plasmatischen Netzwerkes sein, so daß sie der Dotterhaut entspräche und, wie jene nach außen den Nahrungsdotter begrenzt, auch den direkten Kontakt mit der Körnchenmasse verhindern. „Man erkennt leicht, wie einige Dotterzellen sich an die Oberfläche der Membran anlegen und sich auf derselben ausbreiten, so daß die Körnchenmasse hiermit eine äußere zellige Bekleidung erhält.“ (Textfig. 12.)



Textfigur 12.
Embryo von *Cicada septemdecim*. Am hinteren Ende die kugelige Körnchenmasse.
(Nach HEYMONS.)

„In etwas späteren Stadien trifft man die Körnermasse nicht mehr am Hinterende des Cicadeneies, sondern in der Nähe seines vorderen Eipoles an. Es handelt sich hier offenbar um eine rein passive Verschiebung. Der Transport bis zur genannten Stelle wird durch den Keimstreifen bewirkt, dessen Hinterende sich um die Körnchenmasse krümmt und diese in den Nahrungsdotter mit hineinzieht (Textfig. 13). Von diesem Zeitpunkt an bleibt das Gebilde mit dem Hinterende des sich entwickelnden Cicadenembryo in Zusammenhang und liegt zunächst an dem proximalen blinden Ende des Enddarmes. Bei der Umrollung wird die Körnchenmasse aus dem Dotter heraus-

gezogen und in den hinteren Teil des Abdomens eingeschlossen. Zu dieser Zeit vollzieht sich auch eine wesentliche Veränderung. Zunächst erfolgt eine Teilung der ganzen Masse in zwei gleiche Hälften, die sich symmetrisch auf die beiden Körperseiten des Embryo verteilen. Sie sind hierbei zwischen dem Enddarm und

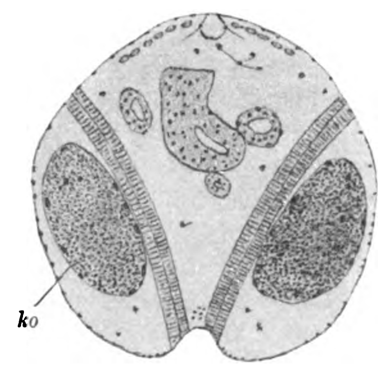


Textfigur 13. Verlagerung der Körnchenmasse (*km*) im Zusammenhang mit der Ausbildung des Keimstreifens bei *Cicada*. (Nach Heymons.)

den dorsoventralen Muskelzügen eingeschlossen (Textfig. 14), und ihre Längsachse ist parallel zu derjenigen des Embryo gerichtet."

„Während die Teilung sich vollzieht, wandern Zellen aus der Fettkörperanlage in die Körnchenmasse ein und verteilen sich daselbst zwischen den im Innern liegenden Körnchen und Kügelchen, andere Zellen bleiben auch auf der Oberfläche der Körnchenmasse zurück."

„Bei etwa einer Woche alten Larven von Cicada ließen die in Rede stehenden Gebilde keine wesentliche Veränderung, abgesehen von einer geringen Zunahme der im Innern befindlichen (Fettkörper-) Zellen, erkennen." Die weitere Entwicklung ist nicht verfolgt worden.



Textfigur 14.
Querschnitt durch eine Larve von *Cicada*. Rechts und links von den Muskelzügen die Organe, die von der Körnchenmasse abzuleiten sind (*ko*). (Nach Heymons.)

Bei *Tibicina tomentosa* konnte Heymons endlich noch konstatieren, daß der Körper schon im Ovarialei vorhanden ist. Ein derartig frühes Erscheinen im Ei erinnert ihn an Entsprechendes bei Blattiden, wo die Anlage zu

den „bacterioiden Zellen“ des Fettkörpers im Ovarialei zu finden ist. Aber die durchaus andere Gestalt scheint ihm doch den Vergleich damit zu verbieten. Die Aufklärung hierüber, meint er, müsse späteren Studien überlassen bleiben.

Außer diesen Angaben besitzen wir von Porta (1900) Äußerungen, die hier aufzuführen sind. Er meinte bei Aphrophora ein dem ovalen Körper homologes Organ zu finden, was sich nicht bestätigte; erwähnt aber weiter, daß die orangerote Färbung der Larven von dem 3.—6. Abdominalsegmenten von einem dort liegenden Organ herrühre, dessen Bedeutung er nicht mit Sicherheit angeben kann. Da er eine Reduktion desselben bei Imagines beobachtet, hält er es für wohl möglich, daß es etwas mit der Produktion der Schaumsubstanz zu tun habe. Er bemerkt eine reiche Tracheenversorgung, eine grobe Körnelung des Protoplasmas.

Pierantoni und Šulc ist auch hier die Erkennung des wahren Sachverhaltes zu danken (1910).

Die Angaben von Heymons rechnet Pierantoni zu den sich auf Symbionten beziehenden, ohne sie selbst zu prüfen. Die Beobachtungen Porta's aber kontrolliert und kritisiert er. Er weist zurück, daß eine Homologie zwischen dem ovalen Körper des *Dactylopius* und dem hiermit verglichenen Gebilde bestehe, erkennt aber gleichzeitig, daß in der weiterhin von Porta beschriebenen Masse, die seitlich jederseits im Abdomen liegt, ein Pilze beherbergendes Organ zu sehen ist. Er findet in dessen Zellen meist Unmengen von kugeligen oder — weil in Teilung — 8förmigen Organismen, andere aber sind stärker färbbar und in ihnen sind die Körper mehr in die Länge gezogen, worin er eine Folge heftigerer Vermehrung sieht. Das Organ ist von einem flachzelligen Epithel überkleidet.

Mehr bringen die beiden gleichzeitigen und unabhängigen Mitteilungen von Šulc über eine Schaumcicade (*Ptyelus lineatus L.*) und die *Cicada orni.* Auch er homologisiert die gelbroten Organe des Abdomens mit dem Pseudovitellus. Es besteht keine Verbindung zwischen dem rechten und linken und ihre Form ist variabel, denn bald bilden sie ein Ovoid, bald besitzen sie Hantelform oder das Ganze ist gelappt. Die Sauerstoffversorgung ist eine rege durch einen ziemlich starken Ast des 4. Bauchstigmas. Von der oberflächlichen Rotfärbung ist ein relativ kleiner Körper, der stets unten anliegt, ausgenommen. Er ist ockergelb gefärbt und die Färbung rührt von punktförmigen Granula, die ihn netzförmig durchsetzen. Das Rot des übrigen Organs ist an oberflächliche Zellen gebunden, die bald rund (kontrahiert) sind, was besonders bei Larven der Fall

zu sein scheint, bald feine amöboide Fortsätze besitzen, mit denen sie auch in das Innere des Organs dringen und es in einzelne Fächer aufteilen können; einige von ihnen liegen auch völlig im Innern.

Dazwischen liegen dann „Markzellen“, sehr große, polygonale Zellen, mit großem chromatinreichen Kern mit nischenbildender Oberfläche und einem mit Pilzen völlig erfüllten Plasma.

Die Pilze sind meist kreisrund, elliptisch oder durch den gegenseitigen Druck polygonal; erst auf Zupfpräparaten werden einzelne Sproßverbände sichtbar, die an solche von Saccharomyceten sofort erinnern.

Der zweite Körper enthält ebenfalls Kerne, aber keine Zellgrenzen, den weiteren Bestandteil stellen abermals Zustände eines Pilzes dar, die aber kleiner sind; die Verbindung der Tochterindividuen ist eine etwas andere. Die metachromatischen Körner, die auch in der ersten Form vorkommen, sind viel geringer. Kerne konnten bei beiden nicht beobachtet werden.

Šulc schreibt hierzu: „Es ist schwer, schon heute sicher zu sagen, ob wir es hier mit zwei Formen oder zwei Entwicklungsstadien einer und derselben Art zu tun haben. Das kann nur durch ausgedehntes Studium ganzer Entwicklungsreihen oder durch Anlegen von Kulturen entschieden werden.“

Hier ist zum erstenmal ein relativ kompliziertes, von Pilzen bewohntes Organ in seiner richtigen Bedeutung erfaßt beschrieben worden. Šulc spricht mit Recht von einer symbiontischen Geschwulst und wir werden den von ihm vorgeschlagenen Terminus „Mycetom“ in der Folge dafür benutzen, ebenso wie „Mycetocyten“ für die pilzdurchsetzten Zellen.

Mycetome, wenn auch von anderem Bau, fanden sich auch bei Larven von *Cicada orni*, Kügelchen, die, durch einen verästelten Tracheenast des 7. Stigmenpaares zusammengehalten werden und unabhängig auf jeder Seite in der Gegend des 7. und 8. Abdominalsegments in das Fettgewebe eingebettet sind. Sie enthalten einen hier nicht näher zu beschreibenden Pilz, *Cicadomyces cicadarum n. sp.* Außerdem findet sich aber im Fettkörper und zwar stets nur im hinteren Teil desselben ein anderer Pilz (*Saccharomyces cicadarum n. sp.*), der von variabler länglicher Form ist, und neben wenigen metachromatischen Körnern eine solide chromatische Kugel als Kern haben soll.

Bei einer Anzahl Jassiden (*Allebra albostriella* Fall., *Doratura stylata*, *Athysanus striatus* Fall., *Idiocerus*, *Bythoscopus*) konstatierte

ŠULC Mycetome, ohne sie näher zu charakterisieren, bei einer einzigen Form, *Macropsis lanio L.*, dagegen werden diese ersetzt durch in der Lymphe frei flottierende Pilze. Ebenso ist dies bei einer Fulgoride, *Conomelus limbatus* FAB., der Fall.

Wie die Pilze auf die Eier überwandern, ob tatsächlich zwei Formen in einem Tier vorhanden sein können, wie die feineren cytologischen Strukturen dieser Pilze sind, ob sie im Tier stets im gleichen Zustand der Entwicklung anzutreffen sind, bleiben hierbei offene Fragen.

6. Die „bacterioiden Zellen" der Blattiden.

„Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten" nennt sich die Untersuchung BLOCHMANN's (1887), in der zum erstenmal von den merkwürdigen Erscheinungen berichtet wird, die uns in diesem Kapitel beschäftigen.[1]) Bei *Blatta* und *Periplaneta* ist regelmäßig der zentrale Teil der einzelnen Fettzellengruppen erfüllt mit kleinen 6—8 μ langen, geraden oder etwas gebogenen Stäbchen, die sich durch quere Teilung vermehren.[2]) Es sind jedesmal ganze Zellen, die von ihnen durchsetzt sind, die keinerlei Fette oder Harnsäurekonkremente enthalten, wie die übrigen Zellen des Fettkörpers. Der Kern der Zellen ist stets zu beobachten und völlig intakt. In den länglichen Zellzügen erscheinen die bacterioiden Zellen als kontinuierliche Reihen, die von einer einschichtigen Fettzellreihe wie das Mark von der Rinde umzogen werden. Die Harnsäurekonkremente finden sich mit besonderer Vorliebe in der Nähe der Bacterioiden angehäuft.

Diese Angaben für *Periplaneta orientalis* gelten auch für *Blatta germanica*, nur daß hier nicht eine, sondern mehrere Reihen von bacterioiden Zellen die Fettkörperläppchen durchziehen.

BLOCHMANN war nun bereits so glücklich, die Übertragung dieser Gebilde auf die Nachkommen beobachten zu können. Die jüngsten Eier in den Eiröhren der *Blatta* erwiesen sich als völlig frei von den Stäbchen, etwas ältere zeigten einige derselben auf ihrer Oberfläche, und mit der zunehmenden Größe des Eies vermehrten sich diese so sehr, daß sie in anfangs einschichtiger, später

[1]) In der Untersuchung „Über die Richtungskörper bei den Eiern der Insekten" in: Morphol. Jahrb. vol. 12, 1887 befindet sich schon der erste Hinweis auf die Entdeckung.

[2]) Auch eine *Blabera* aus Trinidad besaß die Stäbchen!



mehrschichtiger Reihe die Oberfläche der größeren Eier überzogen. Nur ganz ausnahmsweise fand sich das eine oder andere im Innern des Eiplasmas. In reifen Ovarialeiern und eben abgelegten Eiern ist die Schicht unterbrochen, so daß es scheint, daß die Vermehrungstätigkeit der Stäbchen mit dem Wachstum des Eies später nicht mehr Schritt halten kann (Taf. 12 Fig. 6 nach Blochmann).

Eine direkte Wanderung der Bacterioiden aus ihren Wirtszellen zu den Eiern und dabei durch den jungen Follikel konnte natürlich nicht unmittelbar beobachtet werden; doch muß dies, zumal Fettkörper die Eischläuche überall umgibt, als höchstwahrscheinlich angenommen werden.

Bei der Entwicklung der *Blatta germanica* fand sich, daß die Stäbe nach Bildung des Blastoderms bereits unter diesem, also im Eiplasma liegen. Von dort dringen sie in die Tiefe vor und sammeln sich in den Lacunen an, die durch Einschmelzung des Dotters entstehen. Zu dieser Zeit ist das Entoderm nur auf der Ventralseite entwickelt. Dehnt es sich weiter nach der Dorsalseite aus, so finden sich plötzlich die Bacterioiden nicht mehr im Entoderm, sondern nur an der Innenseite des ectodermalen Fettkörpers. Hier erfüllen sie einzelne Zellen, die in den Fettkörper sinken, von den Harnsäurekonkrementen umgeben werden und bald das typische Bild des erwachsenen Tieres bieten.

Versuche, die Stäbchen auf künstlichen Nährböden zu züchten und so ihre Bakteriennatur zu beweisen, gelangen Blochmann nicht. Doch ist er nichtsdestoweniger der Ansicht, daß es sich wohl um solche handle und er folgert mit Vorbehalt daraus, daß dann ein symbiontisches Wechselverhältnis vorliegen müsse, dessen vielleicht weittragende Bedeutung sich augenblicklich nicht näher umschreiben lasse.

Weehler bestätigte bald darauf das Vorkommen im Ei der *Blatta* (1889). Er findet gleichfalls die peripheren Lager, die sich besonders in der Kopfregion des Eies finden und in der Umgebung der Richtungsspindel (Mitte der Dorsalseite), kann aber über die Herkunft der „Blochmann'schen“ Körperchen, wie er sie nennt, so wenig Angaben machen, wie über ihre Bestimmung.

Auch Cholodowsky (1891) kommt über das bis dahin Bekannte nicht weit hinaus. Er teilt mit, daß die Stäbchen des jungen Embryos nicht eigentlich in Lacunen liegen, sondern stets im Dotter selbst und daß die Hohlräume nur durch Blochmann's Alkoholmaterial vorgetäuscht worden waren. Da er den Fettkörper auf Dotterzellen zurückführen zu können glaubt, die durch die Wandung

der Somiten wandernd in die Leibeshöhle gelangen, ist ihm auch der gleichzeitige Transport der Bacterioiden in die Fettkörperanlage nichts Überraschendes.

Forbes (1892) schließt sich in einer mir nicht zugänglichen Arbeit der Deutung der Stäbchen als echte Bakterien, die in Symbiose mit dem Insekt leben, an, ohne daß seine Bemühungen, sie zu kultivieren, von Erfolg gewesen wären.

Gleichzeitig erschienen die Heymons'schen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Orthopteren (1892), die natürlich an der Frage nicht vorübergehen konnten. Sie fördern die Kenntnis wieder etwas mehr, zumal sie sich auf das Verhalten verschiedener Objekte während der Entwicklung beziehen (*Blatta*, *Periplaneta*, *Ectobia livida* und *lapponica*). Heymons findet dabei eine größere Konzentrierung der Stäbchen als seine Vorgänger. Bei *Blatta* häufen sich die Stäbchen zu der Zeit, wo der Kernstreif den Dotter zu umwachsen beginnt, in ansehnlichen Mengen in der Mitte des Dotters an. Bei *Ectobia* sind die Stäbchen zahlreicher als bei *Blatta*, aber anfangs ebenso auf der Oberfläche des Eies zerstreut (besonders lateral und ventral). Nach Anlage des Keimstreifs aber hat sich die Gesamtheit der Stäbchen im Mittelpunkt des Nahrungsdotters konzentriert, wobei im Gegensatz zu *Blatta* alle übrigen Teile völlig frei davon sind. So entsteht ein außerordentlich voluminöses Organ, das schon bei Betrachtung mit der Lupe auffällt und der dort entstehenden Ansammlung bei *Blatta*, die aber viel später auftritt, entspricht (Taf. 12 Fig. 8). An der Oberfläche des scharfbegrenzten kugeligen Organs legen sich Dotterzellen an.

Ähnlich liegen die Dinge bei *Periplaneta*, deren Embryonen bisher noch nicht daraufhin untersucht worden waren. In jungen, unentwickelten Eiern sind zwei besondere Anhäufungen zu unterscheiden (von einzelnen, überall zerstreuten Stäbchen abgesehen), die an beiden Polen liegen. Die am hinteren Ende liegende Ansammlung gerät an eine bestimmte Stelle am hintersten Ende des Keimstreifs. Dort sinkt der Körper in die Tiefe des Dotters unter steter Volumenzunahme und Vermehrung der ihm aufsitzenden und in ihn eindringenden Dotterzellen und bewegt sich nach vorn (Textfig. 14). Interessant ist, daß die Kerne der zwischen den Stäbchen liegenden Zellen meist viel größer werden als die außenliegenden, Zacken und Fortsätze bekommen und sich amitotisch teilen.

Auch die vordere Anlage verschmilzt dann mit der eben beschriebenen. Nach der Umwachsung des Dotters liegt dieselbe mitten im Mitteldarm. Nun tritt eine Rückbildung ein. „Die Kerne

der zwischen den Stäbchen befindlichen Dotterzellen fließen zum Teil zusammen und bilden große unregelmäßige Chromatinhaufen. Bei den Stäbchen macht sich eine zentrifugale Bewegung bemerkbar. In Scharen wandern sie zwischen den Dotterballen hindurch zur Darmwand, durchdringen die letztere und gelangen in den Fettkörper, um dort um einzelne Kerne desselben die schon von anderer Seite beschriebenen wolkenförmigen Ansammlungen zu bilden."

Die Bewegung ist eine aktive, ohne daß Dotterzellen als Transportmittel verwendet werden, wie Cholodowsky wollte. Die Dotterzellen degenerieren sämtlich inmitten des Darmes (Taf. 12 Fig. 9).

Wie man angesichts dieser merkwürdigen zweckmäßigen Wanderungen der Stäbchen, die vom Fettkörper in Eier eines ganz bestimmten Alters rücken, in die Entwicklung desselben gesetzmäßig einbezogen werden, dabei vor der Destruktion des Mitteldarminhaltes rechtzeitig wieder ins Fettgewebe sich begeben, noch an einer Deutung als Stoffwechselprodukte festhalten konnte. bleibt rätselhaft. Trotzdem tut dies Cuénot (1892), Prénant (1904) und Henneguy (1904). Cuénot gibt ein Bild von einem Stück Fettgewebe, auch mit Konkrementen, die sich um die Bacterioiden im Innern anhäufen, und schreibt dazu: „il me paraît évident que ce sont des productions purement cellulaires; les bactérioides se colorent par les colorant nucléaires et se comportent à peu près comme des grains de chromatin." Und bei Henneguy findet man den Satz: „Ils me paraissent pouvoir être rapprochés de certains cristalloides, qu'on observe quelquefois en grande quantité dans les tubes de Malpighi des Blattes, où ils sont beaucoup plus volumineux, mais où ils présentent la même forme et les mêmes réactions." Bei Schneider (Lehrbuch der Histologie 1902) findet man eine Abbildung.

Sein Ende fand diese Meinungsverschiedenheit erst, als Mercier (1906) mitteilte, daß er die Blochmann'schen Körper in Reinkulturen gezogen habe und 1907 dies eingehender ausführte.

Mercier untersuchte die Körper außer in normalen Tieren auch bei solchen, die längere Zeit Hunger gelitten und solchen, die mit einem Hefepilz infiziert waren. Als Folgen der Inanition stellten sich heraus eine Verringerung der Stäbchenlänge von 4 μ—8 μ auf 3 μ—5 μ, eine stärkere Affinität ihrer Enden gegenüber den Farbstoffen, wobei die Mitte sich nur schwach färbte, und Auftreten von trommelschlegelähnlichen Formen, wie sie sonst im Gefolge der Sporulation bei manchen Bakterien vorkommen. Gleiche Zustände erleiden die Stäbe bei infizierten Tieren, wo sie entsprechend dem

Vordringen der Hefe in dem befallenen Fettkörper weniger werden und schwinden.

Auch die Stäbe in den Eiern scheinen dem kürzeren Typus anzugehören.[1]) Die Kulturen, zu denen die Stäbchen der Embryonen benutzt wurden, gelangen auf Gelose, Gelatine, Kartoffeln, Milch und gewöhnlicher Bouillon. Es sei nicht weiter auf die verschiedenen Wachstumsformen eingegangen, die sich entsprechend den verschiedenen Medien einstellten, sondern nur berichtet, was sich dabei über die morphologischen Charaktere des *Bacillus cuenoti* ableiten läßt.

Unter guten Bedingungen hat er die Form und Größe wie im Fettkörper, in schlechteren die des Eies, Embryos, der Inanition. Er bildet Sporen von ovaler Form und trägt Wimpern, mit denen er sich bewegt.

Damit ist die Tatsache einer Symbiose ziemlich sicher gestellt, ihre Bedeutung für den Stoffwechsel des Tieres aber ist noch völlig unbekannt.

PHILIPTSCHENKO, der (1907) einige physiologische Beobachtungen am Fettkörper der Blattiden gemacht hat, geht auf die Bedeutung des *Bacillus cuenoti* nicht ein. Im Fettgewebe junger Tiere findet sich Glykogen, sonst nur Fett und harnsaure Konkretionen. Aus seinen Injektionsexperimenten folgert, daß letztere nicht nur dort abgelagert werden, sondern auch neu entstehen. Bei Hunger wird erst das Glykogen, dann die Fette aufgebraucht, und erst nach völligem Verbrauch der Reservesubstanzen beginnt das Insekt auf Kosten der eiweißhaltigen Stoffe seines Körpers zu leben.

7. Die „Bacterioiden“ der Hymenopteren.

Über Strukturen, die denen der Bacterioiden gleichzusetzen sind, besitzen wir bei Hymenopteren nur wenige Angaben, die von BLOCHMANN stammen (1887 [2]) und dringend einer weiteren Untersuchung bedürfen, um auf den Grad ihrer weiteren Verbreitung geprüft zu werden. Bei *Camponotus ligniperda* ist von einem ziemlich frühen Stadium an das Plasma des ganzen Eies durchzogen von in Reihen angeordneten kleinen stäbchenförmigen Gebilden (10—12 μ), bei *Formica fusca* sind diese Stäbchen kleiner (4—5 μ) und nicht in den regelmäßigen Bündeln angeordnet (andere Ameisenspecies entbehrten dieselben ganz). Sie enthalten ein meist median gelegenes licht-

[1]) In einer kleinen Mitteilung (1907) erfährt man, daß MERCIER auch die peritonealen Hüllzellen des Blattidenovars mit den Stäben erfüllt fand.

[2]) Vorläufige Mitteilung aus dem Jahre 1884.

brechendes Korn und lassen nicht selten quere protoplasmatische Wände in sich erkennen. Die Teilung ist eine quere. Bevor nun die Organismen in den Eiern auftreten, sind die Follikelzellen von ihnen erfüllt. Hat die Eiinfektion den Höhepunkt erreicht, so ist der Follikel frei davon. Die regelmäßige Anordnung in Reihen wird später aufgegeben, die Stäbchen, die sich rege vermehrten, sammeln sich, wenn das Ei den Höhepunkt der Dotterspeicherung erfährt, am hinteren vegetativen Pol in einer der Oberfläche parallelen Schicht, die an der Grenze zwischen dem Keimhautblastem und dem Dotter liegt. In der Mitte, genau am Pol, ist die Ansammlung am stärksten, nach den Seiten klingt sie allmählich ab.

Auch in den frisch abgelegten Eiern finden sich dort die Bacterioiden. Bei der Blastodermbildung gehen sie in die dort entstehenden Zellen ein.

Bei den jungen und älteren weiblichen Larven von *Formica fusca* glaubt Blochmann die Stäbchen in den Ovarien und außerdem noch in zwei in der Nähe liegenden Zellgrupppen wiedergefunden zu haben. Bei *Camponotus* waren sie nicht mit Sicherheit im Ovar nachzuweisen, dagegen trifft man sie bei Larven in Menge in eigentümlichen Zellen der Darmwandung.

Bereits in dieser Untersuchung, die ja vor die Entdeckung der Bacterioiden der Blattiden fällt, erwägt Blochmann die Möglichkeit einer Symbiose mit echten Bakterien. In seinen späteren Mitteilungen identifiziert er sie vollkommen mit den entsprechenden Organismen der Periplaneta.

Nach den Ergebnissen Mercier's an letzteren, über dessen Kulturexperimente wir oben berichtet haben, kann kein Zweifel mehr bestehen, daß wir die Ameisen zu den Tieren zu stellen haben, von denen eine intracellulare Symbiose mit echten Bakterien bekannt ist.[1])

8. Hefepilze bei Coleopteren.

Karawaiew beschrieb (1899) im Darmepithel von *Anobium paniceum* in einer bestimmten Region des Mitteldarmes zwischen

[1]) Blochmann hält es es für möglich, daß feinste Körnchen, die sich durch das Zerdrücken ganz junger Eier vor ihrer Dotterbildung darstellen ließen und die sich außer bei Ameisen, denen die Bacterioiden fehlten, auch bei Wespen fanden, einen Ersatz für die Bakterien darstellten. Es bleibt dieser Punkt wie so viele in unserem Gebiete einer Untersuchung noch vorbehalten. Jedenfalls sind bis heute von Wespen keine Bacterioiden bekannt (was man gelegentlich auf Grund dieser Bemerkung Blochmann's in der Literatur behauptet findet).



normale Zellen eingesprengte Zellen mit körnigem Inhalt. Diese Körnchen stellten sich als etwa 4,5 μ lange keulenförmige einzellige Organismen heraus. Karawaiew hielt sie für Formen, die zu den Flagellaten zu stellen sind, da er an dem spitzen Ende eine Geißel zu beobachten glaubte. Außerdem war eine Vacuole und ein kernartiges Körperchen zu finden. Die Kerne der Zellen waren intakt geblieben. Da sich auch in der Imago an der gleichen Stelle des Darmes ihre Existenz nachweisen ließ und kein untersuchtes Tier eine Ausnahme machte, so wurde schon die Vermutung ausgesprochen, daß es sich um „eine Art Symbiose“ handle, die für die Verdauung eine Bedeutung besitze.

Escherich erkannte im darauffolgenden Jahre (1900), daß die Organismen nicht Flagellaten seien, sondern zu den Saccharomyceten zu rechnen seien. Es gelang ihm die Feststellung, daß direkte Beziehungen zwischen der Hefevegetation der Darmzellen und dem Grade der Nahrungsaufnahme bestehen. Bei den Larven, die bekanntlich von allen möglichen trockenen organischen Substanzen (Cakes, Brot, Pflanzen usw.) leben, ist die Quantität die größte, die Puppe enthält, entsprechend der sistierten Nahrungsaufnahme, nur geringe Nester, die Imago wieder mehr, ohne aber den Zustand der gefräßigen Larven zu erreichen.

Den sichersten Beweis für die Selbständigkeit der Pilze brachte Escherich, indem er sie zu züchten vermochte (1 proz. Traubenzuckerlösung; Traubenzuckeragar). Die Organismen besitzen keine Geißeln, vermehren sich durch Sprossung [1]) und besitzen außer der schon erwähnten Vacuole lichtbrechende Körnchen, die sich in den Kulturen mehr anhäufen als in den Darmzellen. Die Vermehrung ist in ihnen auch reger, nach acht Tagen treten kettenförmige Sproßverbände auf. Die Vacuolen treten dann zurück und die lichtbrechende Substanz erfüllt nicht selten die ganze Zelle.

Über die Art der Infektion, ob durch die Eier oder auf dem Wege des larvalen Darmes, konnten beide Autoren nichts eruieren.

Damit sind die Kenntnisse, die wir von Symbionten der Käfer besitzen, erschöpft. Erwähnt sei noch, daß Escherich von dem interessanten Fall erzählt, daß im Darm einer Borkenkäferlarve die Hefepilze einen geschlossenen Ring bildeten, der parallel zur Darmwand verlief und dieser fest anlag, so daß die Nahrung von dem Darmepithel durch die Pilzschicht getrennt war.

---

[1]) Die Karawaiew gesehen, aber für Conjugation gehalten hat.



9. Bakterienähnliche Gebilde bei Lepidopteren.

Korschelt teilt mit (1891), daß er hier und da Raupen von *Pieris brassicae* antraf, die im Fettkörper und besonders in den Spinndrüsen Massen von Bacterioiden enthielten, die auch in die Kerne eindrangen und sich in diesen heftig vermehrten. Sie waren 4,5—5,5 μ lange Stäbchen, an einem Ende meist spitz, am anderen stumpf. Es ließ sich feststellen, daß die Organismen eine Eigenbewegung besaßen. An den Raupen wäre kein schädigender Einfluß zu bemerken, die Spinndrüsen funktionierten normal.

Um einen ebensolchen zufälligen Fall einer harmlosen Infektion, die aber nicht uninteressant ist für die Beantwortung nach der Entstehung eines geregelten symbiontischen Verhältnisses, handelt es sich, wenn K. Zick ganz neuerdings mitteilt, daß die Hoden einer im Freien gefangenen Imago von *Pieris brassicae* überschwemmt waren von kurz cylindrischen Stäbchen, die, an beiden Enden stumpf, oft etwas gekrümmt, zwei helle Bläschen an den Enden trugen.[1]) Die Wandzellen des Ausführungsganges, wie die äußere und innere Hülle und das Lumen der Follikel war davon erfüllt; die Kerne waren stets frei; die Hoden funktionierten normal.

Schon Blochmann sprach weiterhin den Verdacht aus (gelegentlich seiner Untersuchung an den Bacterioiden der Blatta), daß gewisse Strukturen im Darmepithel von Schmetterlingen, die Frenzel (1886) als Stoffwechselproduckte beschrieben hat, tatsächlich auf Kosten von intracellularen Symbionten zu setzen sei. Dies gilt besonders von einem Zelltypus im Darmepithel der Raupen und vor allem der Imagines von *Porthesia chrysorrhea* (Goldafter). Es finden sich da regelmäßig kreisrunde, von einer Hülle umschlossene Cysten, die mit Stäbchen vollgestopft sind, und davon sich ableitende Zellen, die vollkommen mit bohnenförmigen Körpern erfüllt sind.

Es bedarf aber erst einer Prüfung dieser Verhältnisse von solchen Gesichtspunkten aus, um die von vornherein wahrscheinliche Behauptung aufstellen zu können, daß auch die Schmetterlinge nicht frei sind von Mikroorganismen, die in geregelter Symbiose mit ihnen stehen.

---

[1]) Also mit den Bakterien Korschelt's nicht identisch sind.

B. Beschreibender Teil der eigenen Untersuchungen.

1. Die Symbionten der Aphiden.

a) Die Mycetocyten bei *Drepanosiphum*.

Die Zellen des „Pseudovitellus“, die wir heute als Mycetocyten bezeichnen müssen, sind außerordentlich groß, besitzen einen entsprechend großen Kern mit meist einem Nucleolus und ein durch die eingelagerten Pilze stark deformiertes Plasma. Nie finden sich Kerne, die irgendwie einen degenerativen Charakter haben, obwohl das Plasma von Tausenden von fremden Organismen erfüllt ist. Diese sind fast stets rund und haben wegen dieser Form die alte Deutung von Dotterkügelchen veranlaßt. Es kommt aber auch vor, daß sie durch den gegenseitigen Druck vielkantig erscheinen. Wird der Druck aufgehoben, durch Zerzupfen, so stellt sich dagegen stets die runde oder ovale Form ein (Fig. 1, 3 Taf. 1). Die Details der Pilze sind in den einzelnen Zellen nicht stets die gleichen, auch abgesehen von den Verschiedenheiten, die durch die Fixation bedingt werden. Erstens variiert die Dichte des Gefüges. Sind die Pilze locker, so tritt deutlich hervor, daß das Wirtsplasma jedes einzelne Individuum einhüllt; liegen sie dichter, so erscheint dasselbe leistenförmig komprimiert (Fig. 4 u. 5 Taf. 1). Ferner unterliegt die Struktur starken Schwankungen, die aber wohl meist Fixationsfolge sein werden. Die Pilze können nahezu homogen erscheinen und können deutlich wabige Plasmastruktur besitzen. Dann ist mit Vorliebe das Plasma an der Randzone verdichtet und stärker färbbar, so daß eine Struktur wie die eines Kernes leicht vorgetäuscht wird (Fig. 2 Taf. 1). Im Plasma können einige Vacuolen liegen und mit einiger Bemühung gelingt es auch Kern und Kernteilung deutlich zu erkennen. Der Kern besteht aus einem Caryosom und einem achromatischen umhüllenden Bläschen. Wenn er sich teilt, teilt sich das Caryosom in zwei mit einer feinen Desmose verbundene Teile und zerschnürt sich gleichzeitig der periphere Kern. Die Teilungsfigur pflegt in der Mitte des Pilzes zu liegen; im Wirtstier ist also die Zweiteilung, nicht Knospung der gewöhnliche Modus (Fig. 2, 3, 5 Taf. 1).

Der auffälligste Faktor, der variiert, ist die Größe der Organismen. In einer Mycetocyte ist die Größe im allgemeinen die gleiche. Eine Anzahl von Zellen ist aber oft durch ihre lichtere Färbung charakterisiert und diese entsteht infolge eines beträchtlichen Wachstums



der Pilze, deren Plasma dann sehr weitmaschig ist, so daß offenbar in erster Linie eine stärkere Flüssigkeitsaufnahme die Ursache ist. Dazwischen liegen dann Pilze, die ein Zehntel und weniger vom Durchmesser dieser Riesenformen besitzen. Der Kern bleibt auch in solchen klein.

Nie kommen solche Zustände zur Infektion. Es ist möglich, daß wir es mit einer degenerativen Erscheinung zu tun haben. Hier und da findet man dagegen Mycetocyten, die an einer oder der anderen Stelle keine scharfe Begrenzung besitzen. Es sind solche, die einen Teil ihrer Bewohner in die Lymphe entlassen, wo sich dann freie Individuen gelegentlich nachweisen lassen (Fig. 3 Taf. 1).

Erwähnt muß endlich werden, daß in wechselnder Stärke, oft ganz fehlende, Granulationen zwischen den Pilzen im Wirtsplasma liegen. Sie sind unbekannter Natur und lassen sich vielleicht vergleichen mit Strukturen, die wir später noch wiederholt in Mycetocyten zu beschreiben haben (Fig. 4, 5). Best'sche Färbung hat hier und da Spuren von Glykogen zwischen den Pilzen angezeigt und gelehrt, daß eine Zellsorte, die an einzelnen Stellen dem ganzen Mycetom anliegen, als starke Glykogenspeicher anzusehen sind.

Kleine Verbände von maulbeerartiger Form, die offenbar durch Sprossung entstanden, habe ich wiederholt beobachten können. Ferner fanden sich Bilder (bei einer Aphide der Weide), die wohl mit Sporenbildung zusammenhängen (Fig. 6 Taf. 1). In ihrer Deutung bin ich nicht sicher. Zwischen Pilzen, die sich in zwei gleiche Teile teilten, fanden sich homogenere, denen ein stark färbbares Korn aufsaß, gelegentlich mit einer Art Platte; manchmal schien es viergeteilt zu sein, manchmal hingen zwei oder drei Individuen daran, die in diesem Zustand eine große Vacuole besitzen können. Die Verhältnisse sind äußerst kleine. (Die Figuren sind mit Oc. 12 gezeichnet worden.)

b) Die Infektion des Wintereies.

Einer Schilderung der Infektion des Wintereies muß notwendig eine Besprechung des Baues des ganzen Ovars der oviparen Weibchen vorausgehen. Das Ovar zeigt bei den einzelnen Formen insofern eine gewisse Mannigfaltigkeit, als sowohl einfächerige als mehrfächerige vorkommen. Erstere, die bei den Cocciden ausnahmslos vorhanden sind, finden sich beispielsweise bei *Aphis sambuci*, *Lachnus roburis* und vielen anderen. Die einzelnen Eiröhren bestehen dann aus einer Nährzellkrone und je einem Ei, das mit ihr durch einen Nährstrang verbunden ist. Das Ganze ist von einer

peritonealen Hülle überzogen. Bei den Formen mit mehreren Eiern in jeder Röhre werden nun die Verhältnisse ziemlich viel komplizierter. *Drepanosiphum platanoides*, an dem wir die Infektion darstellen wollen, gehört zu diesem Typus.

Es liegt auf der Hand, daß er sich von vornherein besser zu der Untersuchung unserer Frage eignet, da sich hintereinandergereiht die verschiedenen Zustände in jeder Serie finden müssen. Bei *Drepanosiphum* ist unmittelbar an die großen Drüsenzellen eine Anzahl verschieden großer Geschlechtszellen angeschmiegt, die noch nicht von einem eigenen Eifollikel umgeben sind und noch keinen Nährstrang von den Nährzellen aus erhalten.

Von einem gewissen Alter an aber umzieht sie der Follikel und dringt von dem den Nährzellen gemeinsamen Protoplasma ein Faserbündel in sie, das sich an dem den Nährzellen zu gelegenen Teil etwas zerteilt und ohne tief in das Ei zu dringen, sein Ende findet. Außerdem aber durchzieht das Ei auf einem solchen Entwicklungsstadium noch ein zweites und drittes Bündel (Taf. 1 Fig. 1). Das eine können wir durch die halsartige Verengerung des Follikels in das nächst alte Ei verfolgen und in diesem sich abermals gleich an dem oberen Pole pinselförmig zerfasern sehen. Das andere aber tritt ebenfalls auf diesem Wege in das nächst alte Ei, durchzieht aber dessen ganze, schon recht stattliche Länge, bildet dabei eine Anzahl Schlingen und Drehungen, wird gegen Ende des Weges schwächer und läuft in eine Spitze aus, die dort verschwindet, wo sich der Follikel nun enger zusammengezogen hat und so das nächst alte Ei sich von der Nährzellkrone emanzipiert hat.

Die Verhältnisse, die körperlich nicht ganz leicht vorstellbar sind, werden durch die Fig. 1 (Taf. 1), die eine Kombination aus mehreren Schnitten darstellt, deutlicher werden.

Von einem gewissen Alter an, das v o r der reichlichen Dotterspeicherung liegt, wird das büschelförmige Ende des Nährstrangs aus dem Eiplasma gedrängt und liegt ihm dann an der Oberfläche zunächst dicht an, derart, daß die Fasern, die zu dieser Zeit noch im übrigen intakt sind, einen scharfen rechten Winkel beschreiben. Die Fig. 1 (Taf. 2) gibt diesen Zustand wieder. Man beachte die Differenzen im Dottergehalt des Eies. Nun schließt sich das Lumen im Follikel und es beginnt eine Degeneration des Stranges, die vom Ende nach oben fortschreitet. Die schon erwähnte Verjüngung und die Knäuelbildung sind Symptome derselben. Schließlich treten vollkommene Verklumpungen auf, die bei Eisenhämatoxylinfärbung tief schwarz werden und sich besonders am Ende des Eies finden

(Fig. 2); das Ei ist dann schon mit feinen Dottertropfen durchsetzt. Mit Vorliebe bleibt eine Zeitlang ein birnförmiger Restkörper, dessen Stiel sich in die Verwachsungsgrenze des Follikels hineinzieht und in einen feinen Faden ausläuft (Fig. 2 u. 3).

Es erscheint wahrscheinlich, daß jedes Ei immer nur von dem Nährstrang Stoffe aus der Nährkrone bezieht, der an seinem oberen Ende frei mündet; die das Ei durchziehenden Bahnen lassen keine Beziehungen zum umgebenden Eiplasma erkennen, sie sind von einem feinen Lumen rund umgeben, das durch die Fixation und bei der Rückbildung besonders betont wird. Die Degenerate natürlich werden von dem umgebenden Plasma endlich resorbiert.

Man hat sich also vorzustellen, daß entsprechend einem oben erfolgten neuen Anschluß einer heranwachsenden Ovocyte an den Nährapparat unten eine Eizelle ausgeschaltet wird und mit der Neubildung eines kurzen Nährstranges oben, jedesmal die Einschmelzung eines langen von unten an beginnt. Die Stränge wachsen entsprechend dem Nachschub und der Größenzunahmeder Eier.

Mit der Lösung vom Nährapparat ist aber das Ei nicht auf sich selbst angewiesen, sondern erleidet eine zweite, sicher beträchtliche Unterstützung durch die Secretion des umgebenden Follikels die wohl schon frühzeitig einsetzt. Scharf abgesetzte parallele Zonen, die dies besonders deutlich machen und beim Cicadenovar zu beschreiben sein werden, existieren hier allerdings nicht. Das Ei selbst, bzw. sein Kern erscheinen dabei recht untätig. Die Kerne erfahren daher auch eine relativ geringe Größenzunahme, wenn man sie in Fig. 1 (Taf. 1) daraufhin vergleicht.

Das Winterei der Aphiden ist deshalb für diese Gesetzmäßigkeit, die soeben von Jörgensen durch eingehende Vergleiche erhärtet wurde (1912), ein geeignetes Beispiel, wenn es auch gegen das ganz extreme Bienen- oder Wespenei noch relativ große Kerne besitzt.

Wenn in einem Ei der Nährstrang hinausgedrängt wird, beginnt das nächst junge Ei an seinem hinteren Ende rundum sich vorzubuchten (Fig. 1), so daß ein scharf abgesetzter Ring entsteht, der — auf dem Querschnitt — oben und unten in eine scharfe, oft spitz ausgezogene Kante ausläuft (Fig. 2, 3).

Diese topographischen Verhältnisse sind wichtig, denn damit wird gleichzeitig genau die Stelle bezeichnet, an der stets und zu einer ganz bestimmten Zeit die Infektion des Eies durch die Pilze vor sich geht.

Das Ei hat schon eine scharf abgesetzte Hülle, wenn der Einzug der Pilze in dasselbe vor sich geht. Wir haben schon mitge-

teilt, daß sich solche auch gelegentlich außerhalb der gewohnten Mycetocyten finden. Wenn nun das Ei die besagten Ringkanten ausgebildet hat und schon relativ reichlich mit Dotter versehen ist. kann man bei aufmerksamem Studium finden, daß im Follikel zwischen den Kanten und dem Peritoneum einzelne Pilze auftreten. Der Follikel ist dort oft etwas zerstört, so daß geradezu stellenweise eine Unterbrechung vorhanden ist, in der und vor der einzelne Protoplasmakügelchen und Schollen als degenerierende Reste sich finden. In der so geschlagenen Bresche liegen dann die Pilze, oft auch noch vollkommen außen in der Leibeshöhle (Fig. 3 Taf. 3 und Fig. 9 Taf. 1). Nicht immer wird aber der Follikel hierbei arrodiert, meistens liegen die Pilze im Plasma anscheinend völlig intakter Follikelzellen.

An der Eihülle angelangt, durchdringen sie diese, ohne daß sie dabei viel angegriffen zu werden scheint, und geraten in das Plasma des Eies. Hier liegen sie anfangs nur, entsprechend der Stelle der Invasion, in der Ausbuchtung des Ringes in geringer Zahl (Fig. 8 Taf. 1). Der Zuzug auf dem eingeschlagenen Wege dauert aber noch fort, wobei die Straße durch den Follikel etwas verbreitert wird und die Pilze sich mehr zerstreuen (Fig. 4 Taf. 2), so daß eine immer größere Menge in das Ei gerät, die bald mehr nach vorn in den Dotter eindringen muß, um genügend Platz zu haben. Sicher ist diese Vermehrung auch sehr großen Teils auf eigene heftige Teilung zu schieben. Nur so erklären sich die zu dieser Zeit oft auftretenden morulaartigen Haufen, die bei manchen Formen noch extremer vorhanden sind, als bei unserem *Drepanosiphum*.

Wir müssen hier gleichzeitige Veränderungen in der Form des Eies und jenem letzten oben erwähnten extracellulären Rest des Nährstranges berücksichtigen. Mit dem fein auslaufenden Strang zog sich auch das Ei an dieser Stelle spitz aus und diese Spitze wurde ebenso mit dem Chorion überzogen. In der Folge wird nun der Faden wieder stärker und die Ringkante wird aufgehoben, indem zunächst der Ring enger wird, offenbar passiv durch neu entstehende Druckverhältnisse, so daß der Zipfel des Eies in das Innere gedrängt wird und zwischen ihm und den ihn nun umgebenden Vorsprüngen eine schmale, tiefe Rinne entsteht.

Der Prozeß schreitet mit dem weitergehenden Wachstum derart fort, daß die Vorsprünge sich eng an den fadenförmigen Fortsatz des Eies anlegen (Fig. 5). Aus dieser Genese geht hervor, daß der in das erwachsene Ei eingestülpte Teil des Chorions der gesamten unteren Begrenzungsfläche der jüngeren Eier entspricht, die die

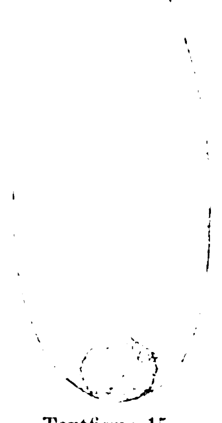
ersten Pilze aufnehmen. Ein Blick auf die Figuren wird dies deutlicher machen.

Diese Details sind für uns wichtig, da ihnen das Verhalten der Pilze merkwürdig parallel geht. Diese dringen nämlich ebenfalls stets nur an der genetisch sich entsprechenden Stelle in das Ei. Rücken die Zipfel näher an den Fadenfortsatz, so verringert sich auch die Distanz zwischen ihm und den Pilzen (Fig. 4); Berühren sich nahezu die Zipfel, so sind nur an dieser Stelle Pilze im Follikel zu finden (Fig. 5), die Gegend des Follikels aber, die der ersten Invasion entspräche, ist weit davon entfernt und frei von Pilzen.

Es folgt daraus die Tatsache, daß erstens die Zeit, zu der ein Ei von den ersten Pilzen infiziert wird, genau festgelegt ist, daß zweitens stets die gleiche Stelle infiziert wird und daß hierfür nicht der Follikel, sondern ein kleiner Bezirk der Eioberfläche ausschließlich maßgebend ist, dessen Wanderung die Pilze folgen.

Wir werden solche Gesetzmäßigkeiten auch bei anderen Tiergruppen noch, mannigfach variiert, kennen lernen, deren Erklärung wohl nur, wie noch zu erörtern sein wird, in komplizierten chemotaktischen Wirkungen zu suchen ist.

Die Größe der definitiven Pilzmenge im Ei ist für einzelne Aphiden eine variable, doch innerhalb der Species eine recht konstante.



Textfigur 15.
Ein reifes Winterei von *Drepanosiphum*, das die Größenbeziehungen zwischen Ei und Pilzmenge zeigt. (Original.)

Die Textfig. 15 gibt in Umrißzeichnungen eine Vorstellung der Größenverhältnisse zwischen Ei und Pilzmasse. Diese ordnet sich in einen regelmäßigen Klumpen, der die Form eines Ovals oder einer Bohne annimmt und durch eine sehr regelmäßige Begrenzung gegen das Eiplasma und den Dotter ausgezeichnet ist. Dieses bildet eine feine Membran, die die Organismen wie einen Fremdkörper isoliert. Hier und da finde ich Dotter innerhalb der Membran oder Pilze außerhalb.

Der Zustrom aus der Leibeshöhle hört mit der Erreichung der gewohnten Invasion auf. Nur ganz vereinzelte Individuen bleiben wohl am Ende in der Nähe des Eistielchens im Follikelgewebe liegen (Fig. 5 II). Auch hieraus und aus der Isolierung im Ei erfolgt das

Bestehen einer merkwürdig geregelten Wechselbeziehung zwischen Pseudovitellusbewohnern und Ei.

Die Form der Wanderstadien der ersteren ist eine etwas andere als in den Zellen. Außer runden Individuen finden sich nicht selten langgestreckte (Fig. 8 I), bei denen dann die Protoplasmawaben eine an quere Scheidewände erinnernde Anordnung erhalten. Außerdem sind für die Morphologie des Pilzes die Sproßverbände nicht unwichtig, die sonst nicht in dieser stark entwickelten Form auftreten. Es steht dies offenbar im Zusammenhang mit der wesentlichen Veränderung der Ernährungsbedingungen, die mit dem Übertritt in den Eidotter vor sich geht.

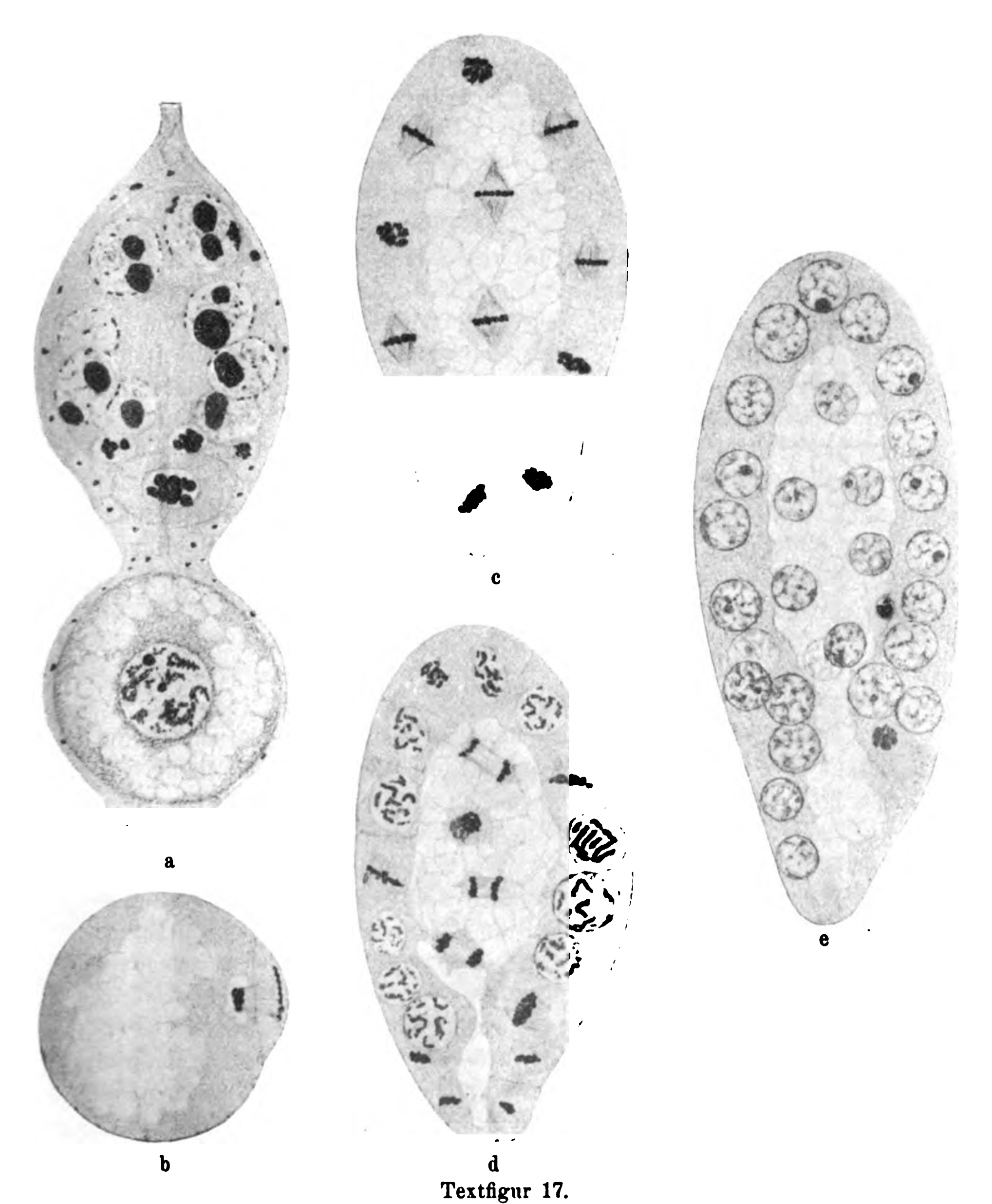
Erwähnt muß der Vollständigkeit halber noch werden, daß um den wieder dicker gewordenen Eistiel vom Follikel ein im Präparat glasiges Sekret ausgeschieden wird, das ihn völlig umhüllt und dessen Bedeutung ich nicht kenne. Fixiert liegt es in regelmäßigen Zacken und queren Falten um den Stiel, mit Eisenhämatoxylin färbt es sich tiefschwarz, mit Safranin leuchtend rot (Fig. 5). Möglicherweise hat es für das hier durchgleitende reife Ei eine Bedeutung, dessen Oberfläche nach der Ablage stark klebrig ist.



Textfigur 16.
Zwei Stadien aus der Infektion des Wintereies einer Aphide der Weide. (Original.)

Etwas modifiziert fand ich die Art der Infektion bei einer Aphide, die auf der Weide lebt. Dort drangen nicht einzelne Individuen ein, sondern traubige Verbände von solchen, die zunächst im Follikel liegen und sich von dort in den Dotter drängen. Infolge dieser Entstehung ist auch die definitive Pilzmasse des Eies keine gleichförmige, sondern aus solchen Häufchen zusammengesetzte (Textfig. 16).

Nach diesen Erfahrungen über die Infektion des Wintereies klären sich die Angaben über die Pseudovitellusbildung im Embryo der viviparen Generation ganz von selbst. Man lese im historischen Teil die betreffenden Seiten und es erhellt deutlich, daß die Pilze zunächst in die Follikelzellen des Embryos eindringen, die an seinem



Textfigur 17.
Lebenslauf einer vivipar erzeugten Aphide (*Aphis sambuci*), soweit sie pilzfrei ist.
a Nähreinrichtung mit unreifen Ovocyten. b Die einzige Reifeteilung.
c, d, e Blastodermbildung.

vegetativen Pol liegen. Diese werden vollgepfropft von den sich rasch mehrenden Eindringlingen, ihre Kerne degenerieren wahrscheinlich dabei und die Pilzmasse drängt sich zu ganz bestimmter Zeit in das Innere des Blastodermembryos. Die Stelle der Invasion ist schon lange vorher determiniert, indem auf frühen Furchungsstadien am hinteren Ende des Embryos, der sich dort etwas verengt, die innere Dotterzone näher an die Oberfläche dringt. Die Textfig. 17 macht diesen Prozeß in seinem Fortgang anschaulich. Sie stellt den Lebenslauf einer Aphide dar, soweit sie völlig symbiontenfrei ist. Dies dauert nur wenige Zellgenerationen an, denn auf das Stadium e folgt der Infektionsakt. Dessen Details überall dort, wo vivipare Hemipteren sich finden, vergleichend zu schildern, wäre Thema einer eigenen, nicht uninteressanten Untersuchung. Für die Aphiden würde sie wohl nur zu unwesentlichen Korrekturen der Will'schen Angaben führen, weshalb sie hier nicht ausgeführt wurde. (Hier sei anhangsweise auf den einzigen Richtungskörper aufmerksam gemacht, den diese Generation bildet (b), und auf dessen Persistenz bis in das Stadium e und wohl noch weiter, Dinge, die schon von anderer Seite beschrieben wurden.)

2. Die Symbionten der Cocciden (Taf. 3).

Die Symbionten der Cocciden sind bisher weitaus am besten bekannt geworden. Ich habe mich deshalb wenig mit ihnen beschäftigt. Ich habe die Angaben der Autoren bei meinen Formen lediglich bestätigen können. Einer Coccide (*Lecanium corni* Bouché) von der Rose möchte ich einige Worte widmen, da sie einen Typus von Symbiose verwirklicht, der der primitivste ist von allem, was bisher bekannt geworden ist (bei Insekten) und weil hier ein Modus der Infektion verwirklicht wird, wie er sonst nirgends vorkommt.

Die Symbionten haben eine Form, wie sie ähnlich schon wiederholt für Cocciden beschrieben wurde (vgl. die systematische Übersicht über diese). Sie sind etwa 5—6mal so lang als breit und meist an einem Ende stumpf, am anderen spitz auslaufend. Das kann aber variieren. Beide Enden können gelegentlich spitz oder abgerundet sein.

Ihr Protoplasma ist fein granuliert und birgt eine Anzahl größerer Körnchen, die im Körper gleich verteilt sind. Sie nehmen bei Delafield-Färbung einen rötlichen Ton an. Der Kern ist schwer zu beobachten.

Der Aufenthaltsort ist vor allem der Fettkörper. Dort findet sich eine große Anzahl Zellen in allen Stadien der Infektion, hochgradig beladene (Fig. 1), und schwächer infizierte. Ständig werden neue Zellen infiziert, denn die Pilze haben die Fähigkeit, im Fettgewebe zu wandern. Das belegt die Fig. 2, in der gerade der Moment erfaßt ist, wie ein Pilz aus einer Zelle in die Nachbarzelle übertritt. Das Plasma weicht dabei vor dem Eindringling zurück und bildet eine Scheide um ihn. Stets liegen die Organismen durch Plasmarinden voneinander getrennt.

Es ist klar, daß bei diesen Wanderungen viele Pilze in die Leibesflüssigkeit frei eintreten und sich überall in ihr finden. Auf diesem Wege gelangen auch die Symbionten zu den Eiern. Das Coccidenei besitzt eine wenigzellige Nähranlage mit riesigen Drüsenkernen, von denen ein Faserbündel in das anschließende Ei zieht und sich in dessen oberen Teil fächerförmig zerteilt. Im Gegensatz zu den meisten Aphiden wird von vornherein für jede Nährzellengruppe nur ein Ei angelegt. Sonst aber ist also der ganze Apparat ganz ähnlich dem der Aphiden.

Die Infektion aber ist eine ganz andere. Wenn das Ei kaum viel größer ist als die Nähranlage und in seinem Plasma eben die Dotterbildung beginnt, erscheint eine kleine Gruppe von den Pilzen zwischen Ei und Nährzellen. Sie durchbohren hier den Follikel und liegen zunächst in ihm und in den Räumen zwischen ihm, Ei und Nährstrang. Hier bleiben sie aber nun geraume Zeit. Die eigentliche Infektion des Eiplasmas selbst erfolgt viel später. Wenn die Nährkrone nur noch als Rudiment dem mächtig gewachsenen Ei aufsitzt und dessen Plasma den maximalen Grad der Dotterspeicherung erreicht hat, liegen sie noch zwischen Follikel und Ei. Dieses aber buchtet sich jetzt vor ihnen ein und in dieser Höhlung liegen die Pilze, deren Zahl recht gering ist. Es sind schätzungsweise etwa 15 Individuen. Diese Bucht aber schließt sich nun, es macht den Eindruck, daß Protoplasmafortsätze von den Wänden und dem Rand der Grube zwischen die Pilze eindringen (Fig. 4—7). Die Grube scheint nun wieder geschlossen und die Pilze liegen im Eiplasma. Hier können sie sich etwas voneinander entfernen und sind dann deutlich in je eine Plasmavacuole eingeschlossen. Um sie herum liegt eine dichtere, dotterfreie Plasmapartie.[1])

Es geht hier also die Infektion an einer entgegengesetzten Stelle und zeitlich verschoben vor sich, wenn wir mit den Aphiden

---

[1]) Während dieses Vorganges läuft die Eireifung ab (Fig. 8).

vergleichen und an das im folgenden beschriebene denken. Auch die so geringe Zahl der Eindringlinge ist merkwürdig, wenn wir sie mit der Infektion bei einer Cicade vergleichen (siehe Taf. 10 Fig. 5). Der Vorgang findet sich so nur bei einigen Cocciden. PUTNAM hat ihn, ohne zu verstehen, schon 1877 unter dem Mikroskop gehabt; CONTE und FAUCHERON erwähnen den Vorgang wieder nach 30 Jahren, ohne ihn abzubilden. PIERANTONI (1910) findet bei *Dactylopius* die Infektionsstelle ebendort. Der Modus unterscheidet sich aber dadurch, daß bei ihm nicht Einzelindividuen eindringen, sondern cystenartige Verbände und dadurch die Zahl der Pilze eine bedeutend größere ist.

3. Die Symbionten der Aleurodiden (Taf. 4).

Die relativ wenigen *Aleurodes*-Arten, die es bei uns gibt, gehören zu den günstigsten Objekten, um den „Pseudovitellus“ der alten Autoren, die Mycetome, wie wir heute sagen müssen, am lebenden Tier und am Totalpräparat zu studieren. Ich habe bei den verschiedenen Arten, die ich um München im Herbst fangen konnte, stets ein paariges Mycetom von lebhafter gelber oder gelblichbrauner oder mehr gelbroter Farbe gefunden.

Es muß als bedauerlich bezeichnet werden, daß wir über die Metamorphose und Anatomie dieser so merkwürdigen Tiere keine eingehenderen Untersuchungen besitzen. Sie wären einer monographischen Bearbeitung — auch in systematischer Hinsicht — wohl würdig.

Ich habe das Mycetom in einem Teil der Embryonalentwicklung bei *Aleurodes* spec.[1]) studiert. Es standen mir Larven und Puppen verschiedenen Alters zur Verfügung. Die Figuren, die sich auf ganze Tiere beziehen, sind von der Bauchseite gesehen, mit der die Tiere an der Blattunterseite festsitzen. Sie überwintern hier sowohl als Larven wie auch als Puppen, fallen mit den dürren Blättern zu Boden und entschlüpfen im Frühjahr als geflügelte Imagines. Eine Larve ist in Fig. 1 (Taf. 4) wiedergegeben. Der segmentierte Körper des Tieres liegt auf und in einer Scheibe von Fettgewebe, die nach außen durch einen Reifen von einer wachsartigen Substanz begrenzt wird. Die drei Brustsegmente tragen je ein embryonales Beinpaar, von denen stets das erste nach vorn gerichtet ist, auf die

[1]) Die Form ist wahrscheinlich neu, sie lebt auf Ahornblättern, ist aber völlig verschieden von *Al. aceris*.

hier liegenden Augen zu, und die beiden anderen nach hinten. Im dritten Abdominalsegment fällt sofort eine runde oder längliche lebhaft gelb gefärbte Masse auf, das Pilzorgan. In der Gegend des fünften Segments folgen die beiden Hoden des Tieres.

Liegt das Tier im Puparium, so ändern sich die Verhältnisse in merkwürdiger Weise. Von einem allmählichen Wachstum abgesehen, bleibt die Form der Tiere während der Puppenruhe die gleiche. Die äußere Kontur wird eine andere. Das ganze Gebilde wird von einer Palisade von Wachs, die in den Zeichnungen fehlt, umzogen und durch einen Deckel oben geschlossen, der aus der gleichen Substanz besteht und die Skulptur der Segmente fein abzeichnet. Das Tier ist so gegen die Winterfeuchte in idealer Weise geschützt. Der größere Teil seines Volumens besteht weiterhin aus Fett, so daß der Organismus wohl ausgerüstet erscheint.

Es ist nun einmal zu konstatieren, daß das Organ wächst. In den beiden folgenden Stadien, die abgebildet sind, ist es jedesmal etwas größer. Dies erscheint wenig merkwürdig, da ja auch die Tiere selbst entsprechend wachsen. Aber der Vergleich von Fig. 2 (Taf. 4) und Fig. 3 (Taf. 4) (zwei Männchen) demonstriert noch etwas Eigentümliches. Das Mycetom macht eine Wanderung nach rückwärts durch, auf den Hoden zu, und umwächst diesen völlig! Ist der Prozeß vollendet, so liegt das Organ jetzt im 5. und 6. Abdominalsegment (vorher im 3. und 4.). Die Figur zeigt, wie bei dieser Ortsveränderung das Organ in einzelne Teile vorübergehend zerlegt werden kann. Der Hoden ist dann kleiner geworden und liegt wie gesagt rings umgeben von Mycetocyten. Die Schnitte durch solche Tiere machen dies noch deutlicher (Fig. 6 u. 7). Man erkennt auf ihnen, daß die Pilzzellen rund und polygonal sein können, durch eine Membran zusammengehalten werden und einen in der Regel runden Kern besitzen. Der Hoden ist in beiden Fällen schon nahezu völlig mit wohlausgebildeten Spermien erfüllt, obwohl die Tiere noch eine lange Winterruhe vor sich haben, eine bei Insekten ja ziemlich allgemeine Erscheinung. Auf der Fig. 7 zerfällt das Doppelorgan in einen cranialwärts gelegenen Teil von reiner Mycetomnatur und einen analwärts liegenden von gemischtem Charakter, in dem der Hoden nur von einer einzigen Pilzzellschicht überzogen ist. Die Anlage des Vas deferens durchbricht diese. Doch variieren diese Lagebeziehungen und das gezeichnete Stadium dürfte ein relativ frühes sein.

Eine völlige Parallele finde ich in den weiblichen Tieren, nur modifiziert durch die andersartigen anatomischen Verhältnisse der

Geschlechtsdrüse. Von vornherein ist das Mycetom beim weiblichen Geschlecht viel größer. Entsprechend sind auch die Tiere größer, doch scheint, auch relativ, das Weibchen eine größere Pilzmenge zu besitzen. Diese liegt ebenfalls in der jungen Puppe im 3. und 4. Segment (zu einem kleinen Teil wohl auch im 2.). Die Ovarien aber dehnen sich im 3., 4., 5. und 6. Segment aus. Der Bau der Ovarien entspricht dem der Cocciden, nicht dem der Aphiden. Es handelt sich also um einen Zellstrang (Oviduct), der eine große Anzahl Seitenäste trägt, an denen, wie bei einer Traube die Beeren, die Eier mit ihren Nährzellen sitzen. In den Puppen, die mir vorliegen, ist noch keine Differenzierung in die beiden Zellsorten eingetreten. Eine solche Reifedifferenz zwischen den beiden Geschlechtern ist — so wenig wir sie erklären können — bei Insekten nichts Auffälliges. Mein Material gestattete mir, auch hier unzweideutig festzustellen, daß Nährzellen und Eizellen gemeinsamen propagatorischen Charakters sind. Auch die künftigen Nährzellen fanden sich auf Synapsisstadien, sind also tatsächlich Ovocyten erster Ordnung.[1])

Zunächst ist nun das Ovarium auch auf Schnitten völlig unabhängig vom Mycetom (Fig. 4). Aber ein nächstes Puppenstadium zeigt auch beim Weibchen dieses nach hinten gerückt. Es liegt nun im 4., 5. und 6. Segment, und schon am Totalpräparat lassen sich die Einährzellen nun längs des Mycetoms erkennen, dicht an seiner Oberfläche, aber nicht mehr in größerer Entfernung von ihm. Das Volumen des gelben Körpers hat nun ganz bedeutend zugenommen (Fig. 5). Schnitte aber lehren, daß die Volumenzunahme nur zum Teil eine tatsächliche ist. Sie zeigen, daß nun die Mycetocyten in den zentralen Teil des Ovars hineingerückt sind und überall die Räume zwischen den feinen Ästen ausfüllen. Der Vergleich der Fig. 8 (Taf. 4) und Fig. 9 (Taf. 4) wird diese Veränderung anschaulich machen. (Die Fig. 8 entspricht einem rechten Mycetom; das Ovar liegt nach innen. Die Fig. 9 einem linken; die Eizellen schauen fast alle nach innen.)

In beiden Geschlechtern sind wir also auf eine rätselhafte Ortsveränderung der Mycetome gestoßen, die zum Ziele hatten, von einem gewissen Stadium an eine innige topographische Beziehung zwischen Pilzen und Geschlechtsorganen herzustellen. Ich bin aus Mangel an Imagines nicht in der Lage, das künftige Schicksal dieser Be-

---

[1]) Daß Nährzellen gleichzeitig mit der künftigen Eizelle am Bukettstadium stehen, hat noch vor kurzem SENNA für *Tomopteris* gut illustriert.

ziehungen mitzuteilen, hoffe dies aber im Sommer nachtragen zu können.

Es erübrigt uns noch, die einzelne Mycetocyte genauer ins Auge zu fassen. Nirgends hat es anfangs solche Schwierigkeit gemacht, die Pilznatur dieser Zellen klar zu erkennen. Bilder, wie Fig. 10 und 11 boten sich mir vor allem: ein recht grobwabiges Plasma, das gelegentlich etwas auf den Kern zu zentriert war, und in der Regel durch feine Körnchenzüge in einzelne Sektoren geteilt wurde. Die gleichen Körnchen überziehen die Oberfläche der Zelle und liegen um den Kern herum. Bei Eisenhämatoxylin erschienen sie schwarz; bei zarter DELAFIELD-Färbung aber blieben sie gelblich bis orange, so daß damit die Farbträger des Organs gefunden waren. Niemand würde, wenn er diese Zellen irgendwo im Insektenkörper beobachten würde, auf den Gedanken kommen, daß sie Hefepilze enthalten würden. Und doch hat ein genaues Studium gezeigt, daß eine solche Homogenität des Plasmas nur dadurch entsteht, daß die Pilze außerordentlich dicht aneinandergepreßt liegen.[1]) Tatsächlich gehört fast das ganze Plasma den Pilzen an, deren Abgrenzung man hier und da etwas deutlicher erkennen kann (Fig. 15). Bewiesen wurde dies aber erst, als ich wiederholt Zellen fand, die Absterbeerscheinungen zeigten. Dann waren die Kerne, die sonst ein gesundes Chromatinreticulum führten, pyknotisch und vielgestaltig. In solchen Zellen lockert sich das Gefüge der Pilze (Fig. 16 u. 17) und man sieht sie als runde und ovale Gebilde in verschiedenster Größe. Nun zeigt sich auch, daß die kernwärts ziehenden gelben Körnerreihen in dem spärlichen Wirtsplasma der Zelle liegen und so die Grenzen markieren. Diese Degeneration führt vielfach zum völligen Zerfall der Zelle. Dann finden sich freie Sproßverbände zwischen den übrigen Mycetocyten, die keine Zweifel mehr bestehen lassen. Die Individuen sind dann meist birnförmig und mit den Stielen aneinanderhängend. Sie enthalten stärker färbbare Massen, soweit sie kleiner sind, und einen schwer zu erkennenden sehr kleinen Caryosomkern (Fig. 18 in der Mitte). Die Zugehörigkeit zu Hefezellen wird durch solche Bilder sehr wahrscheinlich gemacht.

Entsprechend dem Wachstum des Mycetoms sind Teilungsstadien der Mycetocyten nicht selten (Fig. 11, 12, 13). Von allgemein cytologischem Interesse ist dabei, daß die Centriole die gelben Granula

---

[1]) Daraus kann man schließen, wie leicht an anderer Stelle solche Vorkommnisse können übersehen worden sein.



um sich sammeln. Dies ist schon der Fall, wenn die Kernmembran noch nicht aufgelöst ist und nur das Chromatin zu Chromosomen konzentriert ist. Dann liegen an zwei Seiten dem Kern kleine gelbe Sterne an. Die darauffolgende Mitose ist völlig normal.

Ich hoffe, die Geschichte der Pilze im Leib der Imagines, also vor allem die Infektion der Eier, nachtragen zu können. Daß infiziert wird, steht außer Zweifel, zumal SIGNORET schon 1867 neben dem Keimstreif im Eidotter einen gelben Körper notiert hat (Textfig. 10).

4. Die Symbionten der Psylliden (Taf. 5.)

Ich habe zwei Psyllidenspecies auf ihre Symbionten hin untersucht, die hierin im Prinzip sich ziemlich ähnlich verhalten, daneben aber doch bezüglich der Form ihrer Inwohner sich wiederum unterscheiden. Die Organe nehmen einen beträchtlichen Teil des ganzen larvalen Abdomens ein. Ich habe in Fig. 1 (Tafel 5) einen Schnitt durch den Hinterleib eine Psyllidenlarve, die auf der Weide lebte, wiedergegeben, um den Umfang des Mycetoms zu demonstrieren. Es nimmt auf den Schnitt etwa ein Viertel der Fläche ein, die durch das ganze Abdomen geht! Wie schon METSCHNIKOFF und WITLACZIL beschrieben haben, ist es gelappt und enthält zweierlei Zellsorten. Während sie deren Inhalt aber als Eiweißkugeln und ähnliches anführten, konnte ŠULC durch Zerzupfen daraus wiederum Pilze isolieren.

Bei der erwähnten Form besitzt das Mycetom jederseits zwei nach vorne gerichtete Lappen, die in der Mitte durch eine schmale Brücke verbunden sind. Diese ist auf der Figur aus einem der nächsten Schnitte hineinprojiziert. Zwischen den beiden Lappen jederseits liegt in der Einbuchtung ein dorsoventrales Muskelbündel, das wohl überhaupt die Lappenform bedingte. Schon bei schwacher Vergrößerung läßt sich unterscheiden, daß eine dunklere Zellschicht, die an manchen Stellen doppelt ist, und deutliche Zellgrenzen besitzt, ein helleres Syncytium umschließt. Die Ovarien liegen unmittelbar anschließend nach hinten, bei der Larve noch Zellhaufen aus jungen Ovocyten (Bukettstadien), die sich noch nicht in Nährzellen und Eizellen gesondert haben; handelt es sich um eine männliche Larve, so ist dagegen der Hoden jederseits schon zum größten Teil mit Spermien gefüllt, so daß also die gleiche Differenz besteht in der Entwicklungsschnelligkeit wie bei *Aleurodes* und so vielen anderen Insekten.[1]) Dann liegt das Mycetom zwischen den beiden langen

[1]) Es sei hier anhangsweise die interessante Tatsache mitgeteilt, daß sich die Spermatocyten dieser Psylliden als zu den wenigen gehörig herausstellten, die

spindelförmigen großen Organen, ist etwas kleiner und anders geformt.

Ein genaueres Studium ergibt, daß die Randzellen andere Pilze beherbergen als die Markzone. In ersteren, deren Kerne größer sind als die des inneren Syncytiums, liegen, dicht gedrängt, Pilze von länglich runder Gestalt, mit wenigen Granulationen im Plasma, dessen Waben dadurch in ähnlicher Weise gedehnt und deformiert werden, wie wir es schon öfters gesehen haben. Die Pilze im Innern sind sehr locker angeordnet, das Plasma ist außerordentlich vacuolisiert, die Umrisse der Inwohner sind größer, länger, vielfach etwas unregelmäßig (Fig. 2).

Dies ist aber nicht stets der Anblick des Organs. Die Pilze der Randzellen können längere Schläuche darstellen (Fig. 3), die des Syncytiums können dichter gedrängt sein, aber auch dann noch durch Größendifferenz und feinere Verschiedenheiten des Gefüges als zweite Form sich bekunden (Fig. 4). Daß es sich hier um zwei verschiedene, wenn auch sehr nahestehende Species handelt, kann keinem Zweifel unterliegen, auch ohne daß wir dies durch eine Parallelinfektion bestätigen können. Die Verhältnisse erinnern bezüglich Form und Ähnlichkeit der beiden Symbionten zu sehr an die Zustände, die wir bei Schaumcicaden gefunden haben (vgl. diese).

Auch die gelbliche oder orangefarbene Körnelung gewisser Partien des Mycetoms, die wir bei *Aleurodes* und *Aphrophora* fanden, stellt sich hier wieder ein (Fig. 4). Einmal liegen diese in einer Hülle, die das ganze Organ umgibt und dringen etwas zwischen die Zellen ein (wie bei *Aphrophora*); außerdem aber finden sich die gelben Körnchen zwischen den Pilzen in das Wirtsplasma eingelagert in beiden Zellsorten (ähnlich wie bei *Aleurodes*), besonders zahlreich in der inneren Zone, wenn sie so dicht ist, wie in Fig. 4.

Erst als es unmöglich war, in diesem Sommer noch geschlechtsreife Tiere dieser Psyllide zu finden, stellte es sich heraus, daß die Kenntnis der Infektion hier sehr erwünscht wäre. Ich fand nämlich bei dem größten Teil meines Materials noch einen weiteren Pilz, der in erster Linie die Fettzellen und die Körperflüssigkeit des Tieres bewohnte, sich aber auch in einzelnen Mycetocyten des Mycetoms breit machte (Fig. 5—7). Seine Form und seine Gewohnheiten sind ganz die der Arten, die in Cocciden so regelmäßig an-

ein so großes Wachstum an Kern und Plasma erleiden, wie es sonst nur bei Eiern statthat. Sie treten so in die Reihe zu den *Scolopendra*-Spermatocyten (Blackman), denen der Ostracoden (Schmalz) und der Spermatocytensorte bei *Paludina*, die oligopyrene Spermien liefert (Mewes).



getroffen wurden (vgl. Taf. 3 Fig. 1—3). Während bei einigen Tieren die Infektion als stark bezeichnet werden mußte, war sie in anderen sehr minimal. Bei einigen konnte ich nichts finden, was das völlige Fehlen aber keineswegs beweist. Da ich aber nur Material von einem Standort hatte, und solche Schwankungen vorlagen, ist eine accidentelle Erscheinung keineswegs ausgeschlossen. Interessant bleibt sie aber auch dann, da sie uns zeigt, wie eine solche Erwerbung zu einem dauernden Besitz einer ganzen Tiergruppe wie der Cocciden werden kann.

Manche Fettzellen sind reichlich erfüllt von dem Organismus, in manchen liegt ein einziges Individuum, die meisten bleiben frei. An verschiedenen Stellen habe ich auch, wie schon erwähnt, eine Invasion in das Mycetom konstatiert (Fig. 4). Es waren dann eigene, kleine Zellen mit noch erhaltenem Kern, in denen sie reichlich lagen. Andere Mycetocyten habe ich nie attackiert gefunden. Es wäre nun von Interesse, bei der Infektion des Eies neben den beiden üblichen Formen auch diese dritte wiederzufinden. Wenn die chemotaktischen Wirkungen des Eies auf den eventuellen Eindringling die gleichen sind wie auf die beiden anderen Formen, und dies ist nicht unwahrscheinlich, so würde damit eine dauernde Infektion durch drei verschiedene Pilze gewährleistet. Es sei hier vorausgreifend darauf hingewiesen, daß ja auch bei der *Cicada orni* sich außer den schlauchförmigen Pilzen des Mycetoms im Fettkörper — hier zweifellos konstant — ein Pilz findet, der in die bei Cocciden häufige Gruppe zu rechnen ist.

Die Form, die wir hier vor uns haben, ist schlanker, stabförmiger als diejenigen, die wir aus der Rosenschildlaus und der *Cicada orni* abgebildet haben. Der Kern ist fast so groß wie der quere Durchmesser und liegt in der Mitte des Pilzes, dessen Plasma starke Granulationen enthält. Gelegentlich finden sich zweikernige und entsprechend längere Individuen (Fig. 6), die dann sehr erinnern an die *Kermincola kermesina* Šulc.

Auf eine Psyllide, die häufig auf der Esche lebt, beziehen sich die Fig. 8—12. Fig. 8, ein Stück des Mycetoms, erweist den gleichen Bau, eine Randschicht mit deutlichen Zellgrenzen und ein zentrales Syncytium. Die Pilze sind wiederum in beiden verschieden. In der Rinde sind es gedrungene kurze Schläuche, im Zentrum ein Geflecht sehr dünner Schläuche, das so dicht ist, daß nur das sorgfältigste Studium das Gewebe von einem gewöhnlichen, feinmaschigen Protoplasma unterscheiden läßt. Ohne durch den Vergleich mit dem Organ der Verwandten einen Hinweis zu besitzen, wäre es sehr leicht mög-

lich, hier einer Täuschung zum Opfer zu fallen. Die Kerne sind in diesem Syncytium schön rund und ihr Chromatin mehr reticulär verteilt, während sie in der Rinde und bei der anderen Form auch in der Marksubstanz sternförmig ausgebuchtet sind, was offenbar direkt mit dem viel kleineren Kaliber der Symbionten zusammenhängt.

Unter den Rindenzellen dieses Mycetoms habe ich recht häufig Teilungen und Vorbereitungen hierzu getroffen. Wir haben solche schon von den Mycetocyten der Aleurodiden beschrieben, Šulc gab ein Bild von einer Mitose einer Aphiden-Pseudovitelluszelle; es ist gewiß nicht uninteressant, hier nochmals an der Hand der Fig. 10—12 darauf aufmerksam zu machen, wie die Mycetocyten trotz einer enormen Einlagerung von Pilzen die Fähigkeit nicht verlieren, eine völlig normale Mitose zu durchlaufen, bei der die Pilze ganz passiv auf die beiden Tochterzellen übertragen werden. Man wird an die Teilung völlig mit Fett beladener Zellen erinnert, die ich oft bei Cocciden beobachtete, oder an die eines mit grobem Dotter beladenen Eies.

Zuzufügen bleibt noch, daß die Luftversorgung der Organe eine reichliche ist. Es dringen zahlreiche Tracheen auch in die Markzone ein.

5. Die Symbionten der Cicaden.

1. *Cicada orni* (Taf. 6, 7).

a) Bau und Lebensgeschichte des Mycetoms. Ich habe eine Anzahl verschiedener Cicaden aus Süd-Europa, Afrika und Japan untersucht und beginne zunächst mit der Behandlung der am genauesten studierten Form, mit *Cicada orni.* [1]) Im Abdomen der Larve findet man leicht das von Šulc bereits in großen Zügen beschriebene Mycetom. Da ich dieses eingehend auf Schnittserien und in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht habe, so konnte ich beträchtlich tiefer in seinen Bau eindringen als mein Vorgänger, der es lediglich zerzupfte und einen so wahllos herausgegriffenen Zustand der innewohnenden Pilze beschrieb.

Wie schon oben erwähnt (S. 29), liegen zu beiden Seiten im Abdomen in der Region des 7. und 8. Segments eine Anzahl Kügel-

[1]) Dem, der sich mit dem Objekt befassen will, sei hier mitgeteilt, daß ich das Material aus der gleichen Quelle wie Šulc bezogen habe, nämlich von der Naturalienhandlung Padewit in Zengg. Ich bekam Larven verschiedensten Alters in gutem Zustand geschickt und konnte sie lange Zeit am Leben erhalten. Sie saugten bei mir an frisch der Erde entnommenen Sambucus-Wurzeln.



chen, die als das Mycetom anzusprechen sind. In den jüngsten Larven, die mir zu Gebote standen und deren Hinterleib etwa 1,5—2 mm lang war, sind die Körper kleiner, mehr zusammengedrückt und deshalb weniger kuglig, als in alten Larven. Schnitte lehren, daß sie von einem Epithel und einer Markzone zusammengesetzt werden. Das Epithel ist einschichtig, stellenweise sehr gedehnt und deshalb flach. Die stark chromatischen Kerne sind oval und liegen tangential zur Oberfläche in ziemlich weiten Abständen. Das weitmaschige Plasma ist erfüllt von stark lichtbrechenden ovalen und rundlichen Ringen. Ihr Lumen ist im Verhältnis zur Stärke des Ringes klein, so daß sie im Gegensatz zu später zu schildernden Körpern plump erscheinen. Im Querschnitt erscheinen sie scheibenförmig abgeplattet. Dort, wo das Epithel besonders flach ist, liegen sie nur in einer Schicht (Fig. 12 Taf. 7), parallel der Oberfläche, an dickeren Stellen liegen zwei und drei Reihen unregelmäßig übereinander (Fig. 13 Taf. 7). Fig. 14 (Taf. 7) blickt von oben auf die merkwürdigen Ringe. Nach außen schließt ein Saum die Zellen ab.

Unter diesem Epithel findet sich ein regelloses Gemenge von Pilzen, während das Epithel selbst ausnahmslos davon völlig frei ist. Ihre Gestalt ist recht variabel. Eine Anzahl ist unregelmäßig geformt, mit teils spitzen, teils runden Ecken, wie sie die gegenseitige Lage mit sich bringt und etwa ebenso lang wie breit. Dies sind die Zustände, die, wie wir am Schluß der Beschreibung der Metamorphose dieser Pilze erkennen werden, den Ausgangspunkt unserer Schilderung darstellen müssen. Eine variable Zahl fast stets runder, stark chromatischer Kugeln ist in ihnen enthalten, die einen Durchmesser erreichen können, der $^2/_3$ von dem des ganzen Pilzes beträgt. Neben ihnen lassen sich hin und wieder sehr kleine Pünktchen aufdecken, die in einer hellen Vacuole liegen, und in denen wir mit gutem Recht die Kerne vermuten dürfen (Fig. 1 Taf. 7).

Von diesen plumpen Formen finden sich im Mycetom sehr junger Larven alle Übergänge zu langgestreckten Schläuchen von wechselndem Durchmesser, die von ersteren durch eine zu dieser Zeit auftretende Änderung in der Wachstumstendenz abzuleiten sind. Das ganze Territorium der Pilze ist aber aufgeteilt in eine Anzahl Zellbezirke des Wirtsgewebes, deren Kerne sich überall zwischen ihnen finden, vielgestaltige, gerne ausgebuchtete Kerne, deren Zellgrenzen aber bei dieser Form nicht aufzufinden sind. Das Protoplasma wird dabei durch die nach allen Richtungen wachsenden Inwohner gezwungen, weite Maschen zu bilden, und erscheint nur als zarte

Hülle zwischen den Schläuchen, doch derart, daß recht regelmäßig, jeder **einzelne** von diesen rund um durch das Wirtsplasma vom nächsten Pilz geschieden ist (Fig. 2 Taf. 7).

Größere Bezirke solcher Syncytien sind dann häufig durch deutliche Zellgrenzen voneinander getrennt.

Alle Teile des Organs verändern sich während des Heranwachsens der Larve; in alten Larven sind zunächst die Teilorgane des jederseitigen Mycetoms bedeutend größer geworden. Sie liegen noch allseitig vom Fettkörper umhüllt, aber scheinen mir lockerer, das heißt, mehr auseinandergerückt, als in jüngsten Larven. Dadurch tritt die einheitliche reichliche Luftversorgung durch einen Tracheenast des siebenten Stigmas deutlicher hervor, und das Organ bekommt das Aussehen einer Traube, wie dies schon Šulc gesehen. Dieser betont schon die reichliche Versorgung des Organs mit Sauerstoff und auf Schnitten läßt sich hierzu noch konstatieren, daß die umspinnenden Tracheen überall in das Epithel selbst eindringen, in diesem große Strecken entlang laufen, wobei der Tracheendurchmesser so groß wie die Höhe der Epithelzellen sein kann. Die Verästelungen, die sie dort abgeben, dringen, soweit sie feine Capillaren sind, auch in die Pilzmasse selbst ein. Wir werden diese reiche Sauerstoffzufuhr auch bei den anderen Cicadenmycetomen wiederfinden und zum Teil noch mehr vervollkommnet antreffen.

Das Epithel an den Mycetomen solcher Larven ist durchweg höher und die Zelleinschlüsse finden sich zum Teil in einer Form, die ich auf jungen Stadien nie gesehen. Besonders auf den Epithelkernen ist eine dichte Menge feiner Ringchen mit dünnem Rand und weitem Lumen aufgehäuft (Fig. 15 Taf. 7). Größe und Stärke wechseln ebenso stark wie die Verteilung in der Zelle. Die Lage auf dem Kern, von oben gesehen auch zum Teil rund um den Kern, ist wohl die häufigste. Oft ist die Menge so dicht, daß sich die Form der einzelnen Bestandteile nicht mehr sicher erkennen läßt, und es scheint dann, daß neben Ringen auch einfache geschlungene Fädchen vorhanden sind. Dazwischen aber liegen häufig einzelne Ringe von der plumpen Form, die ich schon beschrieben habe, und ich habe sogar Larven gefunden, deren Mycetomepithel fast nur solche enthielt, zum Teil mit völlig reduziertem Lumen und mehr kugligen Umrissen und in solcher Menge, daß es dicht damit vollgepfropft war. Die Kerne pflegen trotzdem den Eindruck normal funktionierender zu machen.[1])

[1]) Das Protoplasma dieser Zellen ist sehr flüssigkeitsreich und weitmaschig, was im Verein mit den großen Mengen eingelagerter Substanz zur Folge hat, daß



Im frischen Zustand erscheinen die Körper hell lichtbrechend, auf Schnitten pflegen sie keine Farbe anzunehmen und ihren gelblich lichtbrechenden Ton zu behalten (vgl. hierzu die Übersichtsbilder der Mycetome Fig. 1—3 Taf. 6). Nur das Eisenhämatoxylin gibt ihnen eine gräuliche bis schwarze Farbe. Sie sind in Wasser, Alkohol, Chloroform, Xylol unlöslich.

Bei den Pilzen hat die langgezogene Schlauchform vollkommen die Oberhand über die kurze Form gewonnen. Die Schläuche sind etwas schlanker geworden und ihr Durchmesser ist jetzt ein viel gleichmäßigerer. In beträchtlicher Länge schlingen sie sich wahllos durcheinander, sich innig verflechtend, so daß auf Schnittpräparaten unmöglich ein Aufschluß über ihre maximale Ausdehnung zu bekommen ist. Die Übersichtsbilder geben hierüber am ehesten einen Aufschluß.

Aus ihnen ist zu entnehmen, daß der Querschnitt der Teilorgane nun rund oder etwas eckig ist. Geht der Schnitt in Mitte derselben, so wird deutlich, daß sie sich jedesmal aus zwei Teilen zusammensetzen, die durch eine scharfe membranöse Grenze geschieden sind, so, daß die Figur einer Semmel entsteht (Fig. 3 Taf. 6). Dazu kommt aber noch, daß beide Teile oft in der Mitte mehr oder weniger weit auseinanderklaffen und so einen Hohlraum bilden, der mit einem unstrukturierten Gerinnsel ausgefüllt ist, ähnlich etwa einem Blastocöl. Im allgemeinen ist das Flechtwerk in der Mitte lockerer und gestattet dort die Pilze auf längere Zeit zu verfolgen (Fig. 1 Taf. 6). Es kommt auch vor, daß einzelne Kügelchen etwas miteinander verschmolzen sind, und die Pilzmassen beider Teile dann durch parallele, langgestreckte Züge verbunden sind (Fig. 2 Taf. 6).

Die „metachromatischen“ Kugeln sind wie in den jüngeren Zuständen erhalten. Von einem schmalen hellen Hof umgeben, kommen sie in verschiedener Größe in den Schläuchen vor, und zwar gestatten günstige Bilder die Beobachtung, daß sie in ihnen ihrer aufsteigenden Größe nach angeordnet sind. Ist ein Durchmesser erreicht, der dem des Schlauches gleicht, oder diesen sogar um ein kleines übertrifft, so kann die Kugel aus dem Pilz heraustreten, der sie dann eine Zeitlang noch in einer Nische festhält. Daneben finden sich Kugeln frei zwischen den Pilzen (Fig. 3 Taf. 7).

Untersuchen wir das Organ einer Imago, so finden wir weitere, diesmal zum Teil tiefgreifendere Veränderungen. Zunächst ist zu konstatieren, daß das Geflecht der Pilze ein dichteres geworden ist.

das Epithel bei der Fixation etwas quillt und sich von der Pilzzone abhebt. Dies ist in Fig. 1—3 (Taf. 6) der Fall.

Statt relativ weite Lumina zu lassen, liegen die Schläuche dicht aneinandergepreßt, so daß auf dem Schnitt mehr der Eindruck erweckt wird daß es sich um kurze Formen handelt. Ein genaueres Studium bestätigt dies aber nicht und oft kann man noch ziemlich langgezogene Bänder finden (Fig. 4 Taf. 7). Protoplasmatische Scheidewände sind auch jetzt noch zwischen den Schläuchen vorhanden und halten nun, infolge des dichteren Gefüges, die Farbe fester als vordem. Die metachromatischen Kugeln sind auch noch vorhanden und zeigen oft hübsche Teilungsfiguren (wie auch schon in Larvenorganen). Wenn beide Kugeln schon ganz getrennt sind und jede um sich einen eigenen hellen Hof besitzt, kann sich noch eine feine Desmose zwischen ihnen ausspannen.

Das Epithel hat sich verändert. Es läßt außer einem lockeren Stäbchensaum eine Zone nach außen abgrenzen, die frei von Einschlüssen ist und deren Protoplasma regelmäßig in parallele Fasern differenziert ist, die senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Auf diese folgt scharf abgesetzt die Einschlußzone mit dichten Mengen teils von kleinen Ringen, teils spindelförmigen Gebilden, die bisher viel seltener waren, mit Vorliebe den Epithelkernen oben aufliegend (Fig. 16 Taf. 7).

Diese Schilderung gilt aber nur für eine bestimmte Zone, allerdings die größte, der einzelnen Teilorgane. In jedem Bläschen gibt es eine Stelle gegen den Rand zu, in der schon bei schwacher Vergrößerung eine andere Struktur zu bemerken ist. Genaues Studium ergibt einen ganz allmählichen Übergang der Zustände in die schon geschilderten. In der Grenzregion wird zunächst das Gefüge der Pilze lockerer und der Protoplasmareichtum zwischen ihnen wächst entsprechend. An Stelle dünner protoplasmatischer Scheidewände treten stellenweise größere, breitere Komplexe auf, die die Pilze auseinanderschieben. Diese selbst geben ihre Schlauchform auf, werden ganz allmählich mehr oval in jenen Zonen und erhalten einen größeren Durchmesser dabei. Inwieweit dies auf Wachstum oder lediglich auf Verkürzung der Schläuche beruht, kann ich nicht angeben. In der Folge ist sicherlich ein beträchtliches Wachstum zu konstatieren (Fig. 6 Taf. 7).

Die beiden Prozesse, Formveränderung und Isolation durch größeren Plasmareichtum der Wirtszellen, schreiten fort, begleitet von einem dritten Faktor, einem bedeutend zunehmenden Kernreichtum, und führen zu Bildern wie Fig. 7 (Taf. 7), wo sich ganz vereinzelte ovale und rundliche Pilze zwischen mächtigen unregelmäßigen Kernen finden. Die Pilze liegen dabei gerne in Nischen der nicht

selten hufeisenförmigen Kerne eingeschlossen. Zu dieser Zeit gelang es wiederholt, die einfachen Caryosomkerne aufzudecken und ihre Teilung zu konstatieren (Fig. 7 an zwei Stellen). Es sind das äußerst feine Hantelfiguren, d. h. die durch eine haarfeine Desmose verknüpften Tochtercaryosome, um die sich ein mehr oder weniger deutlicher heller Hof legt.

Die Veränderungen an den Pilzen gehen weiter (Fig. 8). Aus den Teilungen resultieren anfangs kleinere, später große Nester. Diese stellen jetzt aber Hohlräume im Protoplasma des Wirts dar, die Pilze sind also nicht mehr durch Protoplasma voneinander getrennt. Die Abgrenzung ist eine scharfe, ovale, der sich die Kerne in ihrer Form anschmiegen. Damit sind wir unmittelbar am Rande des Mycetoms angelangt. Nur dort finden sich diese Nester.

Ein weiteres Spezifikum dieser Stellen ist eine bedeutend gesteigerte Sauerstoffversorgung. Durch das zum Schlusse einer weitgehenden Vacuolisation verfallende Protoplasma ziehen Tracheen von oft ansehnlicher Stärke. In Fig. 8 (Taf. 7) läuft auch an den Rand des Mycetoms fest angelehnt eine mächtige Trachee, deren eine Wand mitgezeichnet wurde.

Außerdem ist noch einer Erscheinung an den Pilzen zu gedenken, die während der Zeit ein beträchtliches Wachstum durchmachen müssen, da offenbar jedes Nest ein einziges Individuum als Ausgangspunkt hat. Schon vor der Nestbildung finden sich unter ihnen solche, die um ein rundes Korn von mäßiger Größe einen wechselnd großen runden Bezirk ihres Plasmas abgegrenzt haben. Mit seiner Größe nimmt der Grad der Selbständigkeit dieser endogen entstehenden Kugeln zu. Ihr Protoplasma ist dichter als das umgebende und von diesem oft durch einen schmalen (Schrumpf-?) Raum getrennt. Ich habe Individuen gefunden, bei denen das umgebende Protoplasma viel gröber vacuolisiert war, und die endogene Kugel — an den Rand getreten — offenbar in Begriff war, dieses, das an der Stelle schon etwas zerrissen war, zu verlassen.

Ich kann nicht mit Bestimmtheit angeben, ob die einzelnen Stellen, an denen diese merkwürdige Kette von Veränderungen abläuft, Gemeinsames haben, da es schwer ist, die einzelnen locker zusammenhängenden Kügelchen von ihrer natürlichen Lage zu schneiden, bin aber ziemlich sicher, daß es stets ihr nach innen schauender Teil ist, der dies durchmacht und der oft etwas ausgezogen ist, so daß die Form von kleinen Birnen entsteht. Ich kann auch nicht mit Bestimmtheit angeben, ob die Zerreißungen der Wandung, die man an diesen Stellen in den Präparaten beobachten kann, natür-

liche sind, oder beim Herauspräparieren erfolgten, sicher aber ist trotzdem, daß diese Pilznester, wenn sie den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht haben, wie in Fig. 8, nach außen platzen. Denn genau in der gleichen Form kann man die Einzelindividuen zwischen den Eiröhren gelegentlich finden.

b) Die Symbionten des Fettkörpers.

Schon Šulc hatte gefunden, daß neben diesen Mycetombewohnern in den Fettzellen der hinteren Hälfte des Abdomens eine morphologisch davon sehr verschiedene Pilzspecies sich findet, die er als *Saccharomyces cicadarum* bezeichnete. Die Fettzellen sind dort buchstäblich ausgefüllt mit diesen Organismen (Fig. 4 Taf. 6). Jegliches Fett ist geschwunden, so daß sie überhaupt diesen Namen nicht mehr verdienen, sondern ausschließliche Mycetocyten geworden sind. Wie im Mycetom trennen nur dünne Protoplasmawände der Wirtszelle die Pilze, die dem *Saccharomyces apiculatus* var. *parasiticus* Linder aus Cocciden recht ähnlich sind. Zumeist besitzen sie Tränenform, sind etwas in die Länge gezogen dabei, können aber auch gelegentlich an beiden Seiten spitz auslaufen. Ziemlich konstant ist eine Vacuole, die im hinteren, dickeren Teil liegt. Das Protoplasma ist deutlich wabig. Ein sehr chromatophiles in eine Vacuole eingeschlossenes Korn, das stets in der Einzahl meist auch im dickeren Ende liegt, glaube ich wegen seiner Regelmäßigkeit, mit der es im Gegensatz zu gelegentlichen unbedeutenden metachromatischen Körnchen sich findet, als Kern ansprechen zu dürfen. Šulc tut dies ebenfalls.

Fig. 4 zeigt auch Teilungsstadien des Pilzes. Die Komponenten sind entweder gleichgroß, so daß regelmäßige, langgezogene Hanteln entstehen (das querliegende Individuum, bei dem die Kerne bereits wieder an den beiden entgegengesetzten Enden liegen), oder ungleich, so daß von einem sprossenden Vermehrungsmodus gesprochen werden muß (ein senkrecht stehendes Individuum der Figur).

Šulc konnte gelegentlich auch noch (am Totalpräparat) größere Verbände von bis zu vier Individuen beobachten.

Die Infektion der Zellen ist aber nicht immer eine so hochgradige. Vielmehr sind die Pilze befähigt, Wanderungen zu machen, wie wir dies bei den Pilzen im Fettgewebe und Leibeshöhle der Cocciden gesesehen haben, jedoch im allgemeinen nur von Zelle zu Zelle. In der Lymphe fehlen sie. So kann man Zellen finden, die noch gefüllt mit Fett sind und nur drei oder vier Individuen enthalten. Fig. 5 (Taf. 6) gibt einen solchen Ausschnitt aus einer

schwach infizierten Region. Das Fett ist bei der Behandlung ausgewaschen worden, die stark rot gefärbte Substanz stellt etwas anderes dar (Harnsäurekonkremente?). Aber auch Zellen, die sich bei einer Färbung wie in Fig. 4 (Safranin-Lichtgrün) als frei von weiteren Substanzen in größerer Menge zeigen, können bei einer Probe auf Glykogen als reich daran erkannt werden. Fig. 6 ist mit BEST'schem Karmin gefärbt. Überall zwischen den Pilzen, die dabei verwaschen blau gefärbt werden, ist Glykogen gefärbt worden, das ja auch sonst in Fettzellen der Insekten, besonders junger Tiere, nachzuweisen ist. Des weiteren findet sich in diesem Fall viel von einem Körper in Tropfenform in der Mycetocyte, der sich in Alkohol nicht löste und bei BEST homogen gelblich blieb. Ich kann über ihn nichts weiter aussagen, glaube aber, daß eine eingehende mikrochemische Analyse, die Fettzellen verschiedenen Alters vergleicht mit Mycetocyten von verschieden starker Infektion eine lohnende Aufgabe wäre. Hier sei nur noch angefügt, daß die Kerne stets einen normalen stark chromatischen Anblick bieten und ihre Oberfläche die gleichen tiefen Nischen besitzt, wie bei gewöhnlichen Fettzellen.

c) Die Infektion des Eies.

Wir können nun wieder zurückkehren zu den Pilzen des Mycetoms, die sich in den beschriebenen Nestern fanden und von dort aus das Mycetom verließen.

Das Ovar der Cicaden folgt in seinem Bau dem bei den Hemipteren gewohnten. Eine kolbenförmige Ansammlung von Nährzellen sezerniert auf dem Wege von Nährsträngen in die jüngeren Ovocyten, die älteren Ovocyten wachsen selbständig, beziehungsweise unterstützt von einer regen Secretion des umgebenden Follikels heran. Es sei an dieser Stelle darauf aufmerksam gemacht, daß die Cicaden für die Drüsenfunktion des Follikels ein außerordentlich günstiges Objekt sind. Bevor die große Speicherung des Dotters beginnt, ist das Eiplasma am Rande in eine komplizierte Anzahl von Zonen gegliedert, die verschiedene Etappen der Umwandlung des Follikelsecrets oder seines umwandelnden Einflusses auf das Eiplasma darstellen.

Die Infektion des Eies aber geht erst später vor sich, wenn das Ei schon reichlich gefüllt ist mit großen Dottertropfen. Dann haften am hintersten Ende des Eies, dort, wo der Follikel die Oberfläche desselben verläßt, und in eine kurze Zone flacher Zellen mit flachen Kernen übergeht, die rundlichen und ovalen Pilze außen an. Wir haben die gleiche zielbewußte Bewegung der Symbionten an

eine bestimmte Stelle eines Eies von stets dem gleichen Alter vor uns, die wir bei Aphiden in noch höherem Maße und auch bei den Cocciden gefunden haben.

Sie dringen auch hier in den Follikel ein, liegen dort in Höhlungen des Plasmas, oft zu zweien und mehr. Ob sie sich dort teilten, ist nicht sicher, denn es können ja ebensowohl einige zusammen eindringen. Die Wanderung geht weiter, die Pilze verlassen die Zellen am entgegengesetzten Ende wieder und gelangen in eine Höhlung, die vielleicht vorher mit einem zapfenförmigen Fortsatz des Eies ausgefüllt war (vgl. weiter unten die eingehenderen Beobachtungen an anderen Cicaden). Dann wären die amöboiden Fortsätze des Eies in die Höhlung auf Fig. 9 (Taf. 7) die letzten Reste dieses zurückgezogenen Teiles.[1])

In der Folge ist aber ein unzweifelhaftes Zurückweichen der Eioberfläche zu konstatieren, derart daß ein tiefer, ovaler Bruchsack in den Dotter gedrängt wird, von diesem durch die eingestülpte, verdichtete Eioberfläche reinlich geschieden und ausgefüllt mit einer Menge der Pilze. Nach hinten besteht noch eine breite Verbindungsstraße mit der Follikelhöhle, in der sich vereinzelte Nachzügler finden, ebenso wie im Follikel selbst. Von nicht geringer Bedeutung ist nun, daß in dem Gemenge der aus dem Mycetom stammenden Pilze sich vereinzelte Individuen des *Saccharomyces cicadarum* aus dem Fettkörper befinden (Fig 10 Taf. 7).

Damit ist die parallele Kontinuität beider Formen bewiesen. Wir werden diese bei drei weiteren Infektionsschilderungen wiederfinden und wollen hier vorprüfend bemerken, daß die Verhältnisse bei *Cicada orni* hierzu weniger günstig sind, da die Zahl der Fettkörpersymbionten bei der Infektion gegenüber den Mycetombewohnern unverhältnismäßig zurücktritt. So findet sich auf dem Schnitt Fig. 9 kein einziges Individuum. Die späteren Typen werden hier wesentliche Ergänzungen bringen und das stete Nebeneinander beider Formen augenscheinlicher machen.

Das Ende der Infektion besteht darin, daß das Ei sich hinter dem Bruchsack schließt und nun bis zu seiner vollendeten Reife am hinteren Pol einen distinkten rundlichen Pilzkörper aus zwei systematisch nicht gerade nahestehenden Formen aufweist.

Damit wird zum erstenmal die Infektion der neuen Cicadengeneration durch die Symbionten beschrieben. Šulc hatte dieselbe

[1]) Die Figuren zur Infektion sind in kleinerem Maßstabe gezeichnet als die bisherigen. Nur Fig. 11 gibt Pilze aus dem Ei bei gleicher Vergrößerung.



ebensowenig studiert wie die genauere Entwicklungsgeschichte der Pilze im Organismus, besonders im Mycetom. Die Form, die er als Mycetom bewohnend beschrieb, als länglich elliptisch, birnförmig oder tränenförmig, gehört offenbar den späten Zuständen an. Er benennt sie *Cicadomyces cicadarum.* Wenn er schreibt, daß sie einen oder mehrere sehr deutliche, kreisrunde Kerne besitze, neben unbedeutenden metachromatischen Körnchen, so sind das wohl die von uns beschriebenen homogenen Kugeln, die neben den sehr schwer zu sehenden Kernen vorhanden sind. Auch das Vorkommnis einer scheinbaren direkten Kernteilung, das er erwähnt, paßt auf diese (Fig. 5 Taf. 7). Daraus, daß ŠULC keine langen Pilzschläuche bei seinen Zupfpräparaten gefunden hat, muß man vielleicht schließen, daß bezüglich ihrer Umbildung Variationen derart auftreten können, daß (eventuell schon frühzeitig) fast der ganze Inhalt den Infektionszustand bekommt.[1])

2. Cicade aus Japan (Taf. 8).

a) Die Pilze im Mycetom und Fettkörper.

Bevor wir allgemeinere vergleichende Betrachtungen anstellen wollen, sollen erst noch die Verhältnisse zweier anderer Cicaden besprochen werden. Wird schon die Überlegung, daß bei den verschiedensten Insektengruppen Analoges bezüglich der Symbionten sich findet, dazu zwingen, in ihnen nicht mehr ein gelegentliches Kuriosum, sondern ein prinzipielles Vorkommnis zu sehen, so mag dies befestigt werden dadurch, daß auch bei nahverwandten Vertretern weit getrennter Verbreitungsgebiete sich bis in die Details gleiche Vorgänge finden lassen.

Es war mir möglich, aus der königl. bayr. zoologischen Staatssammlung Cicaden aus Japan und Liberia zu bekommen, die trotz ihrer einfachen Alkoholfixierung bezüglich ihres Erhaltungszustandes. nichts zu wünschen übrig ließen.[2]) Ich beginne mit der japanischen Form, denn sie besitzt die größte Ähnlichkeit mit der *Cicada orni.* Auch hier findet sich im Abdomen ein Mycetom vom gleichen Bau auf jeder Seite. Fig. 1 gibt ein Stück einer Randpartie aus einer Imago. Nach außen schließt eine epitheliale Hülle ab, die aber nicht streng einschichtig ist, sondern ein Syncytium darstellt, in dem viel-

[1]) Vergleiche hierzu das Mycetom der folgenden Form.

[2]) Die Formen konnten bis jetzt nicht bestimmt werden. Ich hoffe dies aber anderwärts nachtragen zu können.

fach zwei Kerne übereinander liegen. Sie ist überzogen von einem starken Randsaum und ebenfalls erfüllt von Granulationen, die an die Stelle der Ringe und Scheiben treten. Hier sind es kleine, oft nur punktförmige Körperchen die jedesmal im Zentrum der großen Plasmawaben liegen. Die Pilze selbst liegen wieder nur in der Markschicht, die abermals in einem Syncytium von Wirtszellen besteht. Ihre Form ist rundlich, oval, oft durch den gegenseitigen aus der Dichte des Gefüges resultierenden Druck deformiert; sie führen die gleichen chromatischen Kugeln. Da ich nun keine Jugendstadien dieser Tiere besitze, so müssen wir lediglich aus dem Vergleich mit den Mycetomen der erwachsenen *Cicada orni* annehmen, daß diese Pilze auch als Endstadien von langen Fäden erst auftreten. Dafür spricht auch, daß die Kerne zwischen den Pilzen viel zahlreicher sind und häufig ganz bizarre Umrisse besitzen.

Weiterhin findet sich im Fettkörper eine zweite Form, die analog dem *Saccharomyces cicadarum* Šulc lebt. Sie unterscheidet sich aber morphologisch beträchtlich von ihm (Fig. 2). Die Einzelindividuen sind entweder rund oder tränenförmig, im letzten Fall aber nicht so langgezogen, wie der *Saccharomyces cicadarum* oder *apiculatus parasiticus* Lindner. In der Regel führen sie eine große Vacuole, ähnlich dem *Sacch. cicadarum*, einen deutlichen, mit hellem Hof umgebenen Caryosomkern. Die Teilung ist entweder eine gleichwertige. Dann schnürt sich der vorher runde Pilz biskuitförmig ein, es teilen sich die Vacuole und der Kern. Letzterer rückt an die entfernten Pole, und es besteht nur noch eine Verbindung von hellem Plasma in der Mitte, das der Auseinanderbewegung entsprechend etwas faserig differenziert ist (Fig. 7, 8 Taf. 8). Die andere Art der Vermehrung, die viel häufiger ist, und den Mycetocyten den Charakter gibt, ist die Sproßbildung. Es finden sich hier die mannigfachsten Bilder. Eine tränenförmige Zelle kann an einem feinen Stiel an seiner Spitze ein sehr kleines Tochterindividuum der gleichen Form tragen. Dieses löst sich mit dem Heranwachsen nicht los, der Teilungsprozeß schreitet vielmehr an der beiden gemeinsamen Verbindungsstelle fort und so entstehen größere Kolonien, die stets mit der Spitze zusammenhängen. Nie dagegen kommt es zu einer Kettenbildung, wie gelegentlich bei dem entsprechenden Pilz der *Cicada orni*. Die Vacuole liegt stets auch in den Sproßverbänden dem spitzen Teil zu, der Kern dahinter im abgerundeten. Die Vacuole kann durch mehrere kleinere ersetzt sein. Das Plasma enthält weitere färbbare Partikeln (Fig. 3—5 Taf. 8).

In den Fettzellen und solchen, die es gewesen sind, nun aber keinerlei Fett enthalten, liegen nun im Plasma neben einzelnen Individuen meist ganze Kolonien, zwischen die das Wirtsplasma ein Stück weit Scheidewände schickt, so daß oft kleeblattähnliche Figuren entstehen. Ich habe diese Form (1911) *Cicadomyces sulcii* benannt, einer bezüglich seines Gattungsnamens nur provisorischen Benennung.

b) Die Infektion der Eier.

Die Infektion der Eier geschieht wie bei *Cicada orni* am hinteren Pol und bedingt zuerst eine Infiltration der dortigen Follikelzellen. Es sind auch hier auf den uns vorliegenden frühesten Stadien nur Zellen, die hinter dem Ei liegen und einen, wohl sicher erst sekundären Hohlraum umschließen, der vorher vom Ei ausgefüllt wurde. Die Kerne dieser Zellen werden dabei ausgebuchtet, genau wie in den Mycetocyten und Mycetosyncytien. Ihr Plasma wird stark vacuolisiert, denn überall in ihm finden sich die Pilze eingebettet. Und zwar lassen sich auf den ersten Blick die beiden so differenten Formen durcheinander finden. Im Follikel selbst finden sich vor allem die Pilze des Fettkörpers, und nur vereinzelte von dem großen nicht vacuolisierten Typus. Daß diese ersteren sich hier rasch vermehren, erscheint ziemlich sicher, denn es finden sich zahlreiche Sproßverbände, von denen es unwahrscheinlich ist, daß sie als solche den Weg von den Fettzellen zwischen die einzelnen dicht aneinanderliegenden Eiröhren machen und in dieser Form das Epithel durchdringen; und es müßten sich ferner zwischen den Eiröhren viel häufiger Pilze nachweisen lassen, als dies der Fall ist. Die innere Höhle ist zunächst nur von dem Mycetombewohner erfüllt, der reichliche metachromatische Kugeln enthält und außerdem die kleinen primitiven Kerne, die sich ebenso teilen wie bei *Cicadomyces cicadarum*. Die Pilze gelangen durch Platzen in die Höhlung; das spongiöse Follikelplasma ist an seiner inneren Oberfläche überall zerrissen. Die Höhlung enthält eine fädig gerinnende Flüssigkeit.

Das Ei hat schon viel Dotter zu dieser Zeit gebildet und fängt an, sich einzustülpen. Die Fig. 10 (Taf. 8) zeigt gerade den ersten Beginn dieses merkwürdigen Vorganges, den wir ja schon kennen lernten, einen kleinen Trichter in der Mitte des hinteren Endes. Dieser wächst zu einer tieferen Bucht, die Verhältnisse sind aber durchweg zierlicher und kleiner als bei der *Cicada orni* oder gar der exzessiven folgenden afrikanischen Species. Entsprechend dem Befund, daß zunächst nur Mycetompilze in der Höhlung waren, aus

dem man vielleicht den Schluß ziehen darf, daß diese auch vor den anderen in den Follikel dringen, finden sich auch in der Einstülpung zunächst nur diese. Das Lumen wird anfangs bei weitem nicht ausgefüllt. Später aber drängt alles nach, es folgen Stadien, die analog der Fig. 10 (Taf. 7) sind, bis die Abschnürung des keulenförmigen Sackes erfolgt. Die Pilzmenge im Ei ist nun hier kreisrund, und enthält mehr von den kleinen als von den großen Pilzen, ohne daß ein so großes quantitatives Mißverhältnis besteht, wie bei *Cicada orni*. Die Pilze liegen dichtgedrängt, so daß die großen überall Nischen bilden, in denen die kleinen liegen, was ein hübches, regelmäßiges Bild hervorruft (Fig. 11, 12 Taf. 8).

Auch am hintersten Eipol schiebt sich jetzt zwischen Pilze und Follikel eine wenn auch schmale Dotterstraße. Im Follikel aber sind gar nicht wenige von den Symbionten übrig geblieben.

3. Cicade aus Liberia.

a) Das Mycetom (Taf. 9).

Bei unserem dritten und letzten Vertreter der Stridulantia, einer Form aus Liberia, sind die Verhältnisse wesentlich anders gelagert. Sie sind um einen Schritt komplizierter. Zu dem zweifellos primitivsten Zustand einer Invasion der Fettzellen haben sich eigene Organe gesellt, die ausschließlich im Dienst einer zweiten Pilzspecies stehen. Bei der vorliegenden Form finden wir abermals zwei verschiedene Pilze, aber keine Bewohner des Fettkörpers. Die zweite Form lebt ebenfalls im Mycetom und gestaltet dessen Bau um so komplizierter.

Die Mycetome liegen in der gewohnten Gegend, werden, wie bei den anderen Cicaden, von einem Epithel überzogen, das Einschlüsse führt. Diese sind teils in der Ringform anzutreffen (wie bei *Cicada orni*), teils punktförmige Konkremente in je einer Plasmawabe (wie bei der japanischen Form, so daß wahrscheinlich ist, daß auch diese an anderen Stellen Ringe aufweisen wird). Innerhalb des Epithels aber ist das Organ nicht einheitlich, sondern es folgt zunächst eine zweite viel breitere Ringzone, die sich scharf von der Markzone absetzt (Fig. 1 Taf. 10). Die Ursache ist die, daß die zweite Ringzone die Wohnung einer Pilzspecies ist und die Markzone die einer anderen. Beide sind also räumlich scharf voneinander getrennt und nie kommt eine Vermengung der gewöhnlichen vegetativen Zustände vor.

Die Sauerstoffversorgung dieses Organs erreicht den Höhepunkt unter den von mir untersuchten Fällen. Fig. 1 zeigt, wie im Epithel Tracheen ziehen, Fig. 3 (Taf. 9) fügt dem zu, daß diese auch von hier in die erste Pilzzone übertreten, gelegentlich in einer Stärke, die dem Durchmesser der ganzen Zone gleichkommt. Diese aber wiederum geben sehr feine Äste in Menge in die Markzone weiter. Während in der ersten Zone die Kerne unregelmäßig verteilt und — wenigstens bei meinem Material, das nur aus Imagines besteht — stark degeneriert sind (unter Auftreten einer hochgradigen Vacuolisation), liegt im Mark eine bestimmte Anordnung vor. Die Kerne liegen nicht wie bei den bisher studierten Cicaden unabhängig voneinander, sondern sind in Züge hintereinandergereiht, die dadurch, daß das jeweils dazugehörige Plasma verschmilzt, kontinuierlich werden. Aber auch ihr Verlauf ist geregelt. Sie ziehen ungefähr alle zu einem Punkt, nämlich der Stelle, an der die Pilze infektionsbereit werden. Auf einzelnen Schnitten kommt dies nicht so sehr zur Geltung, doch ist die Erscheinung einigermaßen aus dem Übersichtsbild der Fig. 1 abzulesen. Diese Zellzüge selbst sind völlig frei von Pilzen, zwischen ihnen aber durchflechten diese das Plasma nach allen Richtungen. Das Ganze ist ein recht kompliziert gebautes Syncytium.

Die feinsten Tracheenendverästlungen folgen nun diesen Zellketten durchweg; es sind Capillaren, die keine Spiralleisten mehr besitzen, sondern nur unregelmäßig pigmentiert sind. Fig. 3 zeigt, wie eine solche von der Ringzone einbiegt und längs dem pilzfreien Plasma in die Tiefe verläuft.

Es ist nun von Wichtigkeit, daß wir bei dieser tropischen Form im Prinzip genau die gleichen Vorgänge an den Pilzen beobachten können, wie bei der *Cicada orni*. Bei geschlechtsreifen Tieren — solche allein lagen mir vor — besitzt die innenliegende Form eine langgezogene schlauchförmige Gestalt. Plasmawaben trennen die Pilze (Fig. 6, 7); in anderen Regionen waren die Organismen auch etwas gedrungener, soweit sich dies auf Schnitten überhaupt mit Sicherheit sagen läßt. Die Kerne zeigen ein Caryosom und ein feines Flüssigkeitsbläschen. Dieser Zustand verändert sich aber in einer bestimmten Gegend des Mycetoms, nämlich dort, wo die Zellzüge des großen Syncytiums zusammenlaufen (die lichte Stelle in Fig. 1 am Rande links). Dort finden sich, in einer gewissen Entfernung vom Rande Bilder, wie sie Fig. 8 (Taf. 9) wiedergibt. Es wachsen nämlich die einzelnen Pilze beträchtlich an, ihre Form wird dabei rund oder gedrungen länglich und die einzelnen Individuen

rücken etwas mehr voneinander. In solchen Individuen habe ich hier und da sehr deutliche Mitosen gefunden (Fig. 8), zwei Tochtercaryosomkerne, die eine feine Desmose verbindet, ohne daß die Zelle selbst sich schon einschnürte. Dieser Zustand trat genau so bei der *Cicada orni* ein (vgl. Fig. 6 Taf. 7). Auch die folgenden Erscheinungen laufen parallel. Es finden sich mehr Wirtskerne in dieser Region, wenn auch nicht so dicht gedrängt wie bei *Cicada orni* (vgl. Fig. 7 Taf. 7), und es bilden sich cystenartige Pilznester. Hierbei ist aber ein Unterschied zu vermerken. Bei *Cicada orni* liegen sie im Syncytium, während die afrikanischen Tiere etwas Merkwürdiges aufweisen. Es bilden sich nämlich, nachdem die abgerundeten Pilze noch weiter auseinanderrückten, im Syncytium Zellgrenzen heraus mit meist einem oder auch zwei Kernen, die anfangs nur wenige Pilze enthalten (Fig. 9). Innerhalb dieser Zellen vermehren sie sich nun zu den cystenartigen Nestern (Fig. 10 Taf. 9). Solche können mehrere in einer Mycetocyte liegen, von der anfangs noch ziemlich viel Protoplasma frei bleibt. Der Endzustand aber ist der, daß sie ziemlich mit den Pilzen vollgestopft werden (Fig. 11 links). Von den Wirtskernen ist zu berichten, daß sie, im Gegensatz zu der starken Färbbarkeit im Syncytium, zu dieser Zeit sich meist nur blaß färben, deutliche Zeichen von Degeneration tragen und ein schaumig vacuolisiertes Kerngerüst mit vereinzelten nucleolenartigen Körperchen bekommen. Zu dieser Zeit lockern sich die Mycetocyten voneinander, erhalten infolgedessen runde und ovale Umrisse und liegen an der Grenze zwischen innerer und äußerer Pilzzone.

Wir müssen nun das Schicksal der anderen, in der Ringzone lebenden Form nachholen, das in einer ganz merkwürdigen zweckmäßigen Kongruenz besteht.

Im Gegensatz zu den Pilzen im Mycetom der *Cicada orni* war die eben behandelte Species frei von beträchtlicheren metachromatischen Massen. Die Rindenform ist ihr in dieser Hinsicht ähnlicher. Sie weist die gleichen stark tingierbaren Kugeln in allen Größen auf (Fig. 12, 13 Taf. 9), ist zum Teil länglich schlauchförmig, wie auch die Species im Innern, nur etwas größer und robuster (Fig. 13), vielfach aber auch bedeutend größer und verkürzt (Fig. 2, 14). Der letztere Zustand entspricht dann dem der Fig. 8. Denn solche Formen grenzen wiederum Zellen um sich ab, um sich in ihnen zu teilen und sie endlich prall zu füllen (Fig. 15, 16, 17), während sie vorher in einem Syncytium lagen. Nun ist es besonders merkwürdig, daß diese Mycetocytenbildung auch nur in einer bestimmten Region

der Rinde vor sich geht, nämlich wo diese an den Mycetocytenbildungsherd der Markzone grenzt. Die Scheidewand zwischen beiden aber reißt an jener Stelle durch und gleichzeitig platzen die pilzführenden Zellen, so daß dort ein Gemenge beider Formen im gleichen Entwicklungszustande entsteht! Fig. 11 gibt ein typisches Bild einer solchen Stelle: Links eine Zelle mit der Form aus dem inneren Bezirk, deren Membran eben zerstört wird, rechts davon beide Formen frei und durcheinander.

b) Die Infektion des Eies (Taf. 10).

Wir haben die merkwürdige Harmonie studiert, die die beiden getrennten Pilzsorten zu gleicher Zeit an der gleichen Stelle dazu führt, die Umwandlungen einzugehen, die wir als der Infektion vorangehend schon früher bei einer Form aus einem anderen Erdteil kennen lernten.

Diesmal ist es ein Gemenge von zwei Typen, das das Mycetom verläßt und sich zu den Eiröhren begibt, die zu dieser Zeit den größten Teil des Abdomens erfüllen und den Mycetomen dicht anliegen.

Das junge Ei, das noch keinen Dotter aufspeicherte, hat hinten einen scharf vom eigentlichen Eileib abgesetzten Zapfen, der von höherem Follikelepithel überzogen wird als die übrigen Teile (Fig. 1 Taf. 10). Dieser Zapfen wächst mit dem Ei zunächst an und markiert insofern die Stelle der Infektion, als nur die ihn verhüllenden Follikelzellen als Eingangstore für die Pilze benutzt werden. Wenn das Ei einsetzt mit der Dotterspeicherung, derart, daß zunächst eine Randzone kleiner Deutoplasmatröpfchen vorhanden ist, die unter der Tätigkeit des Follikels entsteht, der Zapfen aber noch frei ist von Dotter, oder nur wenige feine Körnchen enthält, dringen diese dort ein und erfüllen, beide Sorten nebeneinander, bald die Zellen. Da unter solchen Umständen eine nutritive Tätigkeit dieser Zellen nicht statthaben kann, bleibt die Dotterspeicherung in dem Eifortsatz stehen, der zu dieser Zeit wie das übrige Ei mit einer stäbchensaumähnlichen Zona radiata überzogen ist. Ein weiterer solcher Saum findet sich aber auch an der Oberfläche der den Fortsatz berührenden Follikelzellen (wie leichte Schrumpfung lehrt, Fig. 2 Taf. 10).

Die Follikelkerne werden von ihrer anfänglichen Lage etwa in der Mitte der Zellen durch die Pilze mehr an die Außenseite gedrängt und ihre Form im gleichen Sinne deformiert, wie bei dem japanischen Tier. An dieser Stelle machen die Symbionten eine Weile das Wachstum des Eies und auch der von ihnen bewohnten

Zellen mit, und vermehren sich augenscheinlich bedeutend währenddem. Dann folgen Stadien, wie wir sie schon kennen, daß der Fortsatz einbezogen wird, so daß ein leerer Raum entsteht, in den sie nachdrängen (vgl. Fig. 11 Taf. 8 u. Fig. 10 Taf. 7), und die Einbuchtung des Eies. Dieser folgt auch die Zona radiata, verliert aber dabei ihre charakteristische Struktur und stellt zunächst nur noch einen homogenen Saum dar, hinter dem ein Streifen dotterfreies Plasma liegt, das dem des nach innen gedrängten Fortsatzes entspricht.

Der Stäbchensaum der Follikelzellen muß natürlich von den austretenden Pilzen überall zerrissen werden. Es ist eine rätselhafte Gesetzmäßigkeit, daß der an das Ei unmittelbar anschließende Zellring, der von etwa zwei Zellenlagen gebildet wird, stets frei bleibt von Pilzen [1]) oder höchstens ein ganz vereinzeltes Individuum enthält. Fig. 3 zeigt nun recht hübsch, wie an diesen natürlich der Saum — zunächst wenigstens — intakt bleibt.

Die Menge an Pilzen, die bei unserem Tier ins Ei übertragen wird. ist reichlich größer als bei den bisher besprochenen. Daher erreicht auch die Einsackung eine enorme Größe (die Bilder sind bei gleicher Vergrößerung gezeichnet, wie die bisherigen Infektionsbilder, aber beträchtlich verkleinert!). Sie wird mehr als noch einmal so lang wie breit. Immer mehr von dem Inhalt der Follikelzellen drängt sich hinein, diese werden immer leerer, so daß ihre Kerne zum Teil wieder ihre alte Lage einnehmen und bei manchen nur noch die großen Vacuolen im Plasma an die Invasion erinnern, die sie erlitten haben. Die Kerne sind dabei im Verhältnis zu den beträchtlich gewachsenen eigentlichen Follikelkernen an Größe zurückgeblieben (Fig. 4 Taf. 8).

Ist die Übertragung vollendet, so hat der Pilzkörper des Eies breit ovale Form und ist gegen das Dotterplasma durch eine zarte Membran, die sich genetisch als die mächtig gedehnte Zona radiata ansprechen läßt, geschieden, hinter der sich nun die Dotterschollen ohne Zwischenschaltung eines freien Plasmas anschließen (Fig. 5 Taf. 10).

Immer sind auf den ersten Blick die kleine und die große Form nebeneinander zu finden. Die letztere ist in der Minderzahl, entsprechend hierin der geringeren Quantität auch im Mycetom (eine Relation, die aber für *Cicada orni* nicht gilt). Ich zähle auf einem Schnitt wie in Fig. 5 etwa 800 Individuen getroffen, wovon $^1/_{10}$ auf

[1]) Das läßt sich auch bei den anderen Arten beobachten.



die große Form fällt. Das gibt eine Vorstellung von der gewaltigen Individuenzahl im ganzen ovalen Körper, die in erster Linie auf Teilungen innerhalb desselben zu setzen ist; primitive Mitosen der kleinen Sorte, die von äußerster Kleinheit sind, finden sich auf Fig. 18 (Taf. 9). Sie entsprechen denen im Mycetom (Fig. 5).

6. Die Symbionten der Cicadelliden (Taf. 11).

a) Das Mycetom.

Die Schaumcicaden sind ein zum Studium der Pilzorgane der Insekten besonders geeignetes Objekt. Überall in Menge erhältlich, lassen sie die Mycetome schon äußerlich erkennen und die weichen im „Speichel“ lebenden Larven sind auch technisch recht bequem. An allen Arten, die ich im Laufe des Sommers daraufhin prüfen konnte, ließ sich am Abdomen zu jeder Seite in einer konstanten Segmentzahl ein länglich-ovaler Flecken sehen, der lebhaft orangerot oder gelb in verschiedenen Nuancen gefärbt erschien. Die einzelne Species ist hierin konstant.

Zu eingehenderem Studium habe ich eine Cicade an der Weide (*Aphrophora salicis*) gewählt. Fig. 1 (Taf. 11) gibt eine Farbenskizze von einer noch sehr jungen Larve (Länge 3 mm); sie ist schräg von unten wiedergegeben, so daß die Tergitwülste deutlich werden, die für die Larven charakteristisch sind; es sind das jederseitige schmale Epithel- und Cuticuladuplikaturen der Abdominalsegmente. Im dritten, vierten, fünften und sechsten Segment breitet sich oberhalb von ihnen der besagte rote Flecken aus. Die folgenden Segmente sind frei davon. Ein Querschnitt durch eine solche Larve ist in Fig. 2 wiedergegeben, er stellt etwa ein Viertel des ganzen Tieres dar und gestattet uns einen Einblick in die Ursache der merkwürdigen Färbung. Die Farbe ist an die Oberfläche eines Organs gebunden, das sich dicht an das Epithel anlegt und seitlich und oberhalb der Tergitwülste liegt. Unmittelbar über ihnen liegen die Geschlechtsdrüsen (in regelmäßige parallele Schläuche angeordnete Urgeschlechtszellen) und an diese schmiegt sich unmittelbar nach außen das Mycetom. Dieses zieht hufeisenförmig (im Querschnitt) nach oben und schließt in sich eine zweite geschlossene Zellgruppe ein. Diese letztere ist aber völlig frei von Pigment, das sich nur auf die Oberfläche des ersten Organs beschränkt; hier ist es gebunden an eine epitheliale Hülle, die die großen Mycetocyten überzieht; an schmalen Stellen liegen diese nur in einer Reihe, meist aber finden sich zwei oder drei im Querschnitt. Die pigmentführen-

den Zellen strecken noch Fortsätze zwischen die Mycetocyten hinein, die an schmalen Stellen derart durchgehen können, daß eine einzelne pilzbewohnte Zelle völlig von Pigment umgeben ist. Die Kerne in den Pigmentzellen sind ziemlich selten. Das Pigment ist feinkörnelig und ziemlich gleichmäßig verteilt.

Die Mycetocyten enthalten große runde Kerne, um die ein Teil Protoplasma zunächst von Pilzen frei bleibt. Die Pilze selbst liegen in den durch sie erweiterten Maschen des übrigen Plasmas eingebettet. Es sind nach allen Richtungen ziehende, ziemlich plumpe Schläuche. Das ganze Flechtwerk ist sehr locker (Fig. 4 Taf. 11).

Die Einschlüsse der Mycetocyten des inneren Komplexes, der nirgends mit der Ringzone in engeren Kontakt kommt und dem, wie gesagt, das Pigment fehlt, sind zierlicher, dünner und färben sich schwächer. Sonst verflechten sie sich ebenso und sind auch durch Protoplasmawände isoliert (Fig. 6 Taf. 11).

Daß es sich hier um zwei verschiedene Formen handelt, bestätigt das weitere Schicksal des Organes.

Schnitte durch die Mycetome geschlechtsreifer Tiere bieten ein etwas anderes Bild (Fig. 3 Taf. 11). Vor allem hat die Masse der inneren Zellen bedeutend zugenommen und sich in mehrere selbständige Zellengruppen aufgelöst, die je von einer follikelartigen Hülle überzogen sind. Dadurch wird aber die Rindenschicht mehr auseinandergedrängt und dünner, so daß sie jetzt dichter den inneren Mycetocyten anliegt, als vordem. Die Pigmentverteilung ist aber auf erstere beschränkt geblieben. Nur beobachtet man, daß längs der Tracheenstämme die gelben Granula auch oft mehr nach innen vordringen.

Die Luftversorgung ist wieder eine weitgehende. An der Innenseite des Organs bleibt in der Regel eine Lücke in der Rindenschicht (Fig. 2 u. Fig. 3). Durch sie dringen große Tracheenstämme herein (Fig. 3), die sich vielfach zwischen den inneren Mycetocyten verästeln und diese umspinnen.

Auch der Inhalt der Zellen hat sich verändert und zwar im gleichen Sinn, wie wir dies schon bei den echten Cicaden getroffen haben. Die Mycetocyten der geschlechtsreifen Tiere haben sich zum Teil mit runden und ovalen Kugeln gefüllt, die in diesem Zustand infizieren werden. Die Pilze der Rindenschicht liegen nun viel dichter gedrängt, meist abgerundet, um die Kerne der Wirtszellen findet sich kein Protoplasmaring mehr, die Pilze liegen vielmehr ihm dicht an, zum Teil in den Nischen, die nun seine jetzt vielgestaltete Form zeigt. Mit Eisenhämatoxylin gefärbt, liegt in jedem

Organismus ein Kügelchen,[1]) das zu regelmäßig erscheint, um als Metachromatin mit Sicherheit sich ansprechen zu lassen. Es kann sich hier auch um den Kern handeln (Fig. 5 Taf. 11).

In den innenliegenden Mycetocyten finden sich in meinem Material mannigfachere Zustände. Hier ist ein Teil noch mit länglichen Schläuchen erfüllt, die plumper geworden sind, als bei jungen Larven. Ich habe vielfach beobachtet, daß sie gleichgerichtet auf die Zellkerne zulaufen (Fig. 7 Taf. 11). An anderen Stellen sind sie oval geworden oder rund, ihr Gefüge ist viel lockerer und es tritt die gleiche Erscheinung auf wie bei den Cicaden, daß gleichzeitig damit cystenartige Komplexe sich finden, die wohl von einem Pilz ihren Ausgang genommen haben, denn ich habe an ihnen gelegentlich deutliche Mitosen von der uns schon bekannten primitiven Form gefunden (Fig. 8, 9). Zu erwähnen ist noch, daß sich zu dieser Zeit Granulahäufchen von offenbar degenerativem Charakter zwischen den Pilzen finden, über die ich nichts aussagen kann. Stark färbbare Körner in den Pilzen fehlen.

In geschlechtsreifen Tieren treiben sich zwischen den Zellen des Mycetoms frei in der Lymphe einzelne Pilze herum, die zum Ausgangsmaterial für die Infektion des Eies werden.

Diese geschieht etwas anders, als bei den bisherigen Fällen. Wenn das Ei schon große unregelmäßige Dottermassen aufgespeichert hat, ist der Follikel rund um seine hintere Spitze stark verdickt, seine Höhe beträgt dort bis 4 und 5mal so viel, wie an den übrigen Stellen (Fig. 10). Diese Schwellung ist durch die eingelagerten Pilze bedingt, die die ganzen Epithelzellen beträchlich deformieren. Die Kerne werden gebuchtet und an die Follikelgrenze, vor allem an die innere, gedrängt; die Zellgrenzen gehen dabei fast völlig verloren und das Plasma wird natürlich sehr stark vacuolisiert. Wie bei den drei behandelten Cicaden ist auch hier die Kontinuität beider Pilzformen vorhanden. Neben den blasseren granulalosen der inneren Mycetocyten sind die dunkleren mit je einem Kern zu finden. Hier und da klebt außen in der Lymphe ein oder einige Pilze am Follikel (Fig. 10) als bester Beweis, zusammen damit, daß sich im Pilzorgan freie Individuen nachweisen ließen, daß auch hier eine synchrone Wanderung beider Organismen an die determinierte Stelle eines Eies von bestimmter Entwicklungsstufe vorhanden ist.

Am Ende des Eies bleibt eine Öffnung, die pilzfrei ist, im Gegensatz zu den übrigen Cicaden, wo der Pilzfollikel nicht wie ein

[1]) Fig. 5 ist nach einem Eisenhämatoxylinpräparat in den Farben des DELAFIELD gezeichnet.

Ring um das Hinterende des Eies gelegt ist, sondern wie eine Kappe ihm aufsitzt.

Auch besteht eine Differenz darin, daß die Dotterbildung vor der Infektion offenbar bei der *Aphrophora* schon weiter vorgeschritten ist. Ich habe keine Stadien gefunden, die die Einstülpung der Pilze ins Ei zeigten, wie in den bisherigen Fällen (lediglich, weil mein Material gering war). Wir können uns dies aber nach dem, was wir schon wissen, nicht schwer vorstellen, zumal der Endzustand der gleiche ist. Die Pilze werden nach innen austreten, das Ei vor ihnen zurückweichen und sie so in eine Bucht einnehmen, die sich dann schließt. Als völlig runde Kugel liegt dann die Pilzmenge in den reifen Eiern. Ich habe auf eine detaillierte Abbildung verzichtet — beide Sorten finden sich in ihr — und vorgezogen, an einem Totalpräparat das Größenverhältnis der Pilzmenge und des Eivolumens klar zu machen (Fig. 11 Taf. 11).

Aus der literarischen Einleitung ist zu ersehen, daß bereits von Šulc das Mycetom einer Schaumcicade beschrieben worden ist (*Ptyleus lineatus* L.). Der Vergleich lehrt uns, daß zwischen beiden Formen gewisse den Cicaden gegenüber gemeinsame Übereinstimmungen zu finden sind, daß aber andererseits so nahestehende Tiere wieder (ähnlich wie die Cicade aus Liberia und die aus Japan) beträchtliche Differenzen aufweisen.

Bei beiden Tieren ist ein Organ durch eine pigmentierte Rinde ausgezeichnet, und ein zweites kleineres von anderer Färbung vorhanden. Gemeinsam ist ferner, daß beide Organe verschiedene Pilze beherbergen. Denn wenn Šulc noch nicht sicher war, daß es sich nicht um lediglich verschiedene Stadien der Entwicklung handelt, so ist dies durch unsere Beobachtungen jetzt erwiesen.

Dagegen sind die Pilze beider Mycetome andere als bei *Aphrophora* und die gegenseitige Topographie ist ebenfalls verschieden. Šulc gibt leider keine vergleichenden Angaben über Larven und Imagines, so daß der Vergleich nicht genau durchgeführt werden kann. Jedenfalls liegt das kleinere Organ bei *Ptyelus*, das dem inneren von *Aphrophora* entspricht, bei den Larven unter dem karminroten Körper, nicht in ihm. Auch fehlen die ockergelben Granula zwischen den Pilzen bei *Aphrophora*.

Über die Infektion und die Wandlungen der Pilze im Laufe der Häutungen hat Šulc nichts berichtet.

Über die morphologischen Unterschiede der Pilze wird man sich im systematischen Kapitel orientieren können.

7. Die Symbionten der Blattiden (Taf. 12).

Ich komme in einem eigenen Kapitel zum Schluß noch auf die Symbionten der Blattiden zu sprechen, weniger weil ich hier viel neue Beobachtungen den Ergebnissen von BLOCHMANN, HEYMONS und MERCIER zuzufügen hätte, als deshalb, weil durch das Heranziehen eines ganz anderen Erscheinungskomplexes die Vorstellung des Lesers über Insektensymbionten erst die richtige Erweiterung erfährt und weil keine guten Figuren über die Beziehungen der Symbionten zum Ei vorliegen, die hier gänzlich andere und sehr interessante sind. Denn die alten Figuren BLOCHMANN's in einer entlegenen Publikation dürften nur wenigen Zoologen bekannt sein, obwohl sie es bei der Originalität der Erscheinung verdienten.

Ich habe in Fig. 1 (Taf. 12) einen Schnitt durch ein oberes Ende einer *Periplaneta*-Eiröhre wiedergegeben. Man möge in der historischen Einleitung (S. 30) nachlesen, daß die Blattiden in gewissen Zellen des Fettkörpers unzweifelhafte Bakterien beherbergen. Solche Mycetocyten — der Ausdruck „bacterioide Zellen" geht heute nicht mehr an — liegen auch der Eiröhre unmittelbar an. Sie enthalten außer einem Kern eine ungeheure Menge des *Bacillus cuenoti.* Dazwischen liegen auch einzelne kleinere Fettzellen. An den kleineren Ovocyten ist nichts Besonderes zu bemerken. aber bei den beiden größten kann man sehen, daß ihrer Oberfläche eine Anzahl der Stäbe anliegen, die aus den Bacteriocyten ausgetreten sein und die Follikelhülle durchwandert haben müssen.

Wenn das Ei wächst, werden die Bakterien an der Oberfläche viel zahlreicher (Fig. 2). Sie bilden eine geschlossene Hülle um das ganze Ei, das wie in einem Korb von Pilzen steckt. Dabei ist bald zu beobachten, daß an den beiden Polen die Ansammlung etwas stärker erscheint. Während man an den Seiten vor allem Querschnitte durch die Stäbchen findet, liegen am oberen und unteren Ende viele Pilze senkrecht zur Eioberfläche, eine Erscheinung. die in der Folge noch viel deutlicher wird.

Fig. 3 gibt das obere Ende eines älteren Eies wieder. Man sieht, wie nach der Seite zu die Zone flacher wird und die Mehrzahl der Bakterien liegt. Fig. 4 zeigt nochmals ein solches typisches Stück aus der seitlichen Begrenzung eines schon ziemlich alten Eies; ein Flächenbild stellt Fig. 5 dar. Es ist von innen nach außen gesehen, so daß unter den Bakterien die Umrisse der Follikelkerne erscheinen.

Eine Frage bleibt dabei augenblicklich unklar, da ich nur ein

sehr kleines Material an Eiröhren zur Hand habe. Blochmann hat seinerzeit für *Blatta germanica* angegeben, daß die Bakterien sich nie im Follikel selbst finden (während er dies bei Ameisen beobachtete). Nun liegen die ersten auftretenden Bakterien sicherlich extrafolliculär (Fig. 1 u. 2). Aber ebenso deutlich finde ich sie auf späteren Stadien bei der *Periplaneta* intracellulär. Schrumpfungsbilder machen dies oft sehr deutlich. Wenn das Ei sich weit abhebt vom Follikel, bleiben nie an seiner Oberfläche Symbionten haften, liegen auch nie im Zwischenraum, sondern werden durch eine scharfe Kontur abgegrenzt, die dem Follikel entspricht. Es bleibt mir nur übrig, anzunehmen, daß die Bakterien von einem gewissen Entwicklungsstadium der Eizelle an ein Stück rückwärts wandern und aufs neue intracellulär leben. Sie erfüllen dabei nie die ganze Zelle, sondern nur eine innere Randzone; die Zone, in der die Kerne liegen, bleibt stets frei.

Bis jetzt haben wir noch nichts von einer eigentlichen Infektion des Eies selbst gehört. Diese geschieht nach Blochmann's Entdeckung erst sehr spät. Sicher ist nur, daß erst in eben abgelegten Eiern in der Oberfläche des Eies sich die Bakterien wiederfinden (Fig. 6). Sie müssen also abermals die Follikelzellen verlassen und allseitig in das Ei eindringen. Details hierzu kennen wir nicht. Die merkwürdigen weiteren Schicksale der Symbionten lese man im historischen Teil nach.

Durch die Kenntnis dieser Blattidensymbionten wird unsere Kenntnis von den Symbioseerscheinungen der Insekten bedeutend erweitert; denn alle übrigen, im vorstehenden geschilderten Tatsachenkomplexe haben etwas Einheitliches ihnen gegenüber, ganz abgesehen davon, daß es sich hier allein um echte Bakterien handelt.

Analoges, wenigstens zum Teil Analoges, scheint sich bei Ameisen zu finden. Ich gedenke diesen eine folgende Studie zu widmen und hier auch noch manches klärende Detail zu den Blattiden bringen zu können.

C. Vergleichende Betrachtung unserer gesamten Erfahrungen über intracellulare Symbionten bei Insekten.

1. Der Aufenthaltsort der Symbionten.

Wenn wir in die Summe von Tatsachen, die sich nun im vorstehenden finden, und die für die Jugend der ganzen Frage schon eine ganz beträchtliche ist, eine gewisse Ordnung zu bringen ver-

suchen wollen, so bietet sich uns vor allem die Seriierung der Erscheinungen vom Einfachen zum Komplizierten. Ich habe diese Art der Darstellung bereits in meinem Vortrage, der als vorläufige Mitteilung erschien, gewählt.

Sie ist vor allem geeignet, die Aufenthaltsorte der Symbionten zu vergleichen, denn hier handelt es sich um ein verschieden weites Entgegenkommen des Wirtstieres den Hefen bzw. Bakterien gegenüber und je größer dieses Entgegenkommen ist, desto komplizierter muß sich das Resultat gestalten.

An die Spitze unserer Betrachtung haben wir unbedingt diejenigen Cocciden zu stellen, deren Symbionten wahllos in einem Teil der Fettzellen leben und diesen ihre alte Funktion lassen, vorausgesetzt, daß ihre Zahl nicht allzu groß wird. Diese Pilze kommen in nur einer Erscheinungsform in alten und jungen Tieren vor. Unzweifelhaft kann ein einzelner derartiger Fall zunächst nur als eine gelegentliche parasitäre Infektion betrachtet werden, wie sie sich nicht selten bei geschwächten oder verletzten Tieren wird finden lassen. Erst die Tatsache, daß kein Individuum an den verschiedensten Lokalitäten, ja Erdteilen (für Cocciden liegen Angaben aus Europa, Amerika, Asien vor) dieser Inwohner entbehrt und daß an spezifische Arten spezifische Symbionten gebunden sind, die streng gesetzmäßig übertragen werden, erhebt die Erscheinung zu einer physiologischen; morphologische Gegenleistungen des Wirts fehlen also völlig.

Solche Zustände treffen wir aber nur bei einem Teil der Cocciden, nämlich bei Lecaniinen und Diaspidinen. Die Pilze beschränken sich dann nicht auf die Fettzellen selbst, sondern gelangen bei ihren Wanderungen auch in die Lymphe und werden mit dieser im ganzen Organismus herumgetragen. Wir können solche Fettzellen, die zunächst nicht zur Pilzwohnung bestimmt sind und jederzeit im erwachsenen Tier erst attackiert werden können, als „fakultative Mycetocyten“ bezeichnen, denn wir müssen sie trennen von Zellen, die auf sehr frühen Entwicklungsstadien für den ausschließlichen Dienst der Symbionten bestimmt werden. Dann handelt es sich um echte oder „obligatorische“ Mycetocyten. Dies ist ein zweifellos in der historischen Entwicklung der Komplikation von dem ersten Fall abzuleitender Zustand. Er gestattet uns eine abermalige Trennung in eine primitivere und höher stehende Erscheinungsform. Es gibt diffuse obligatorische Mycetocyten und zu geschlossenen Komplexen zusammengetretene, die wir dann mit Šulc als Mycetome bezeichnen wollen. Das erstere scheint ein seltenes

Vorkommen zu sein. Nach ŠULC'schen Angaben könnte man bereits innerhalb der Cocciden etwas Derartiges vermuten, doch sind seine Mitteilungen hier zu aphoristisch und er macht nicht den Unterschied zwischen fakultativen und obligatorischen Mycetocyten. Jedenfalls aber können wir bei Blattiden davon sprechen. Hier ist eine äußerst reinliche Trennung zwischen Fettzellen und Bacteriocyten eingetreten und letztere bilden keinen geschlossenen Komplex, sondern sind überall im Fettgewebe verteilt und voneinander isoliert (nur wenige hängen oft zusammen. Das variiert bei den einzelnen Arten).

Mycetome einfachster Form bieten die Aphiden und Aleurodiden. Sie sind dadurch charakterisiert, daß obligatorische Mycetocyten zu geschlossenen Geweben zusammentreten, die von einer Hülle umzogen sind, der abgeflachte Kerne eingelagert sein können. Bei Aphiden sind sie paarig mit einer queren verbindenden Brücke, bei Aleurodiden paarig ohne Verbindung. Bei Cocciden finden sich ähnliche einfache Organe (*Icerya purchasi*, *Dactylopius* usw.), die hier anzufügen sind und unpaar bleiben.

Durchweg handelt es sich bisher um Tiere mit einem Symbionten. Wir wollen sie als monosymbiontische Tiere bezeichnen. Denn es gibt wohl ebenso viele disymbiontische Insekten. Wir haben dann die Möglichkeit, daß ein Symbiont in fakultativen Mycetocyten lebt, ein anderer in einem Mycetom. In den bisher bekannten derartigen Fällen ist das Mycetom von spezifischem Bau. Es besteht jederseits aus einem Häufchen runder Kugeln, die je mit einem Epithel überzogen sind, das nun geschlossen und relativ hoch ist, so daß es in innigem Konnex mit dem übrigen Organ steht (im Gegensatz zu den einfachsten Mycetomen der Aphiden usw.). Im Innern führen sie ein Mycetosyncytium mit einer enormen Kernzahl. Die Pilze fehlen dann stets dem Epithel. Im Syncytium liegen sie in Maschen des Wirtsplasmas (*Cicada orni* u. a.).

Es können aber beide Pilzsorten sich auf obligatorische Mycetocyten festlegen, untereinander aber eine gewisse, wechselnd große Selbständigkeit bewahren, so daß wir also von zwei Mycetomen sprechen können. Hier sind die Schaumcicaden die besten Repräsentanten. *Ptyelus lineatus* L. besitzt jederseits ein großes und ein kleines Mycetom. Das große liegt mehr dorsal, das andere unmittelbar darunter, aber ohne jede sichtbare Beziehung zu ihm. Das obere ist insofern komplizierter gebaut, als es eine dickzellige Hülle besitzt, die mit orangeroten Granula erfüllt ist; das kleine hat keine solche; zwischen seinen Pilzen sind dafür hellgelbe Granula zerstreut. Ersteres enthält Mycetocyten, letzteres ist ein Mycetosyncytium. Für

die Schaumcicade der Weide hat sich ein ähnliches Verhältnis herausgestellt; hier ist aber die Beziehung der beiden Mycetome von vornherein eine engere und wächst noch interessanterweise im Laufe der Embryonalentwicklung. Das Mycetom mit der pigmentierten Zellhülle umgreift nahezu völlig das zweite, auch hier — in Embryonen — kleinere Mycetom ohne solche Hülle. Später wächst letzteres wird dadurch zu einer Unzahl kleiner Syncytien, das äußere Mycetom wird hüllschichtartig abgeflacht. Das Ganze bekommt den Charakter eines Organs.

Es gibt aber auch disymbiontische Tiere mit beiden Symbionten in einem Organ, das von Anfang an geschlossen auftritt und nicht den lockeren Charakter der Cicadellidenmycetome trägt. Ich fand ein solches bei einer afrikanischen Cicade. Es stellt eine Weiterbildung des Mycetomtyps der ebenfalls disymbionten *Cicada orni* dar. Auf ein inneres kugeliges Mycetosyncytium folgt ein zweites mit einem anderen Bewohner in Form einer darumgelegten Rinde und dann erst schließt das Epithel wie bei allen echten Cicaden das Organ ab. Die Kerne des inneren Syncytiums sind in gesetzmäßig orientierten Reihen angeordnet, die Umwandlungen der beiden Pilze für die Infektion zeigen einen hohen Grad von zweckmäßiger Parallelität. Wir dürfen dieses Organ als das komplizierteste bezeichnen, das bis jetzt bekannt ist.

Weitere Doppelmycetome finden sich bei den disymbionten Psylliden. Sie sind etwas einfacher gebaut. Ein inneres Syncytium mit Pilzen der einen Art, eine umgebende Zellschicht mit meist ziemlich ausgesprochen epithelialen Charakter aus Mycetocyten der anderen. Gelbe Pigmentkörnchen liegen in beiden Zonen und in der Hülle, die das Organ zu umgeben pflegt.

Als dritte Gruppe müssen wir merkwürdige Fälle von Symbiose mit drei verschiedenen Pilzen aufführen — trisymbiontische Insekten. Diese bedürfen noch einer eingehenderen Untersuchung, besonders bezüglich der Art ihrer Infektion. Bei einer Psyllide der Weide fand ich zwei Formen, die, wie sonst bei Psylliden, an das Mycetom gebunden sind, außerdem aber im Fettgewebe und der Lymphe einen Pilz von der Gruppe, die in falkultativen Mycetocyten der Cocciden überall vorkommen. Und ŠULC gibt an, daß im Mycetom von *Aphalara calthae* (an der Hand von Zerzupfungspräparaten) eine große und eine kleine Form leben, die die Charaktere tragen, die sich allgemein bei Psylliden finden[1]), und außerdem wieder eine

[1]) Solange nicht an Schnitten ein getrennter Wohnort bewiesen wird, ist natürlich die Möglichkeit nur verschiedener Entwicklungsstadien vorhanden. Bei

ganz andere Form, die Ähnlichkeit mit Schizosaccharomyceten besitzt. Zu erwähnen bleibt noch, daß ich gelegentlich noch in meinem Fall den dritten Pilz in Mycetocyten des Mycetoms fand, die er dann ausschließlich bewohnte.

Damit sind die uns heute bekannten Möglichkeiten skizziert und etwas geordnet. Zum Teil muß, wie überall, die Aufteilung in Fächer den Tatsachen Gewalt antun Wir können zum Schluß hier noch folgende Disposition anfügen.

A. Monosymbiontische Tiere (Insekten).
1. Fakultative Mycetocyten (viele Cocciden).
2. Obligatorische Mycetocyten.
a) Diffus (Blattiden).
b) In Mycetome konzentriert (Aphiden, Aleurodiden, Cocciden).

B. Disymbiontische Tiere (Insekten).
1. 1 Symbiont in obligatorischen Mycetocyten; 1 Symbiont in Mycetom (*Cicada orni*).
2. Beide Symbionten in Mycetomen; die voneinander unabhängig sind (*Ptyelus lineatus*).
3. Beide Symbionten in Mycetomen, die in engere Beziehung treten (*Aphrophora*).
4. Beide Symbionten in einem einheitlichen Mycetom.
a) Auf Grund des einfachen Mycetoms der Aphiden (Psylliden).
b) Auf Grund des komplizierteren Mycetoms der *Cicada orni* (Cicade aus Liberia).

C. Trisymbiontische Tiere (Insekten).
1. 2 Symbionten in einem Mycetom; 1 Symbiont in fakultativen Mycetocyten (?) (Psyllide sp.)
2. 3 Symbionten in einem Mycetom (?) (*Aphalera calthae*, Psyllide).

Wir haben noch ein paar Punkte zu erörtern, die unter dieses Kapitel fallen. Was die Versorgung mit Sauerstoff betrifft, so ist diese in vielen Fällen eine sehr rege. Bei Aphiden und Aleurodiden bestehen keine besonderen Tracheeneinrichtungen für die Mycetome. Bei Psylliden dringen Tracheen zwischen die Zellen der Mycetome ein. Bei Schaumcicaden bleibt eine Stelle des Mycetoms an der

der großen Ähnlichkeit beider Pilze bei einer von mir untersuchten Form ist dies aber nicht wahrscheinlich.



Innenseite offen, durch die starke Tracheenstämme eindringen, um sich innen, zwischen den Mycetocyten feiner zu verzweigen und alles zu umspinnen; man wird oft an die Versorgung der Leuchtorgane mit Tracheen erinnert. Ähnliches gilt für Cicaden. Dort werden die Mycetomkügelchen durch die Äste eines Stammes zusammengehalten und allseitig umsponnen. Ein großer Abdominalast ist jederseits ausschließlich in ihren Dienst getreten. Die feineren Äste dringen hier auch in das Epithel der Organe ein und in das innere Syncytium. Dies wird am kompliziertesten und vollkommen erreicht bei der untersuchten afrikanischen Cicade. Große und kleine Äste liegen in der peripheren Pilzschicht, von der feine Capillaren in das innere Mycetosyncytium eindringen und hier die zentripetalen Zellenzüge überall begleiten. Wir haben es also mit sauerstoffbedürftigen Organismen zu tun, was auch aus Kulturversuchen heraus bestätigt wurde.

Eine weitere Erscheinung, die uns an den verschiedensten Stellen entgegentritt, ist die Ablagerung von pigmentartigen gelben, roten, orangefarbenen Granula, sowie von Ringen und Stäben. Bei Aphiden gibt es nichts Derartiges, bei *Dactylopius* ist das Mycetom orangerot gefärbt, bei *Aleurodes aceris* gelb bis rot, bei Schaumcicaden ebenfalls bei einigen Formen rot, bei einigen gelb. Zum Teil sind die Granula nur zwischen die Pilze selbst, im Protoplasma der Wirtszellen, eingelagert (*Aleurodes*, kleines Mycetom von *Ptyelus*), zum Teil sind die Mycetocyten frei und nur das umhüllende Epithel davon erfüllt (großes Mycetom von *Ptyelus*, äußeres von *Aphrophora*). Auch beides kann gleichzeitig der Fall sein (Psylliden). *Ptyelus* ist deshalb hier besonders interessant, weil die beiden Mycetome, die vorhanden sind, nicht nur an verschiedenen Lokalen die Granula bilden, sondern chemisch differente Substanzen.

Die Ringe und Stäbe habe ich in sehr großen Massen im Mycetomepithel der echten Cicaden gefunden, besonders um den Kern gehäuft. Es fehlen für alle diese Substanzen bis jetzt noch genauere Untersuchungen über ihre Zusammensetzung. Es erscheint sicher, daß sie in irgendeiner Beziehung zu den Pilzen auftreten (vielleicht ist der ganze Cochenillefarbstoff auf ihre Rechnung zu setzen (Pierantoni)). Es ist möglich, daß sie Begleiterscheinungen oder Endprodukte ihres Stoffwechsels darstellen, jedenfalls ist von ihrem mikrochemischen Studium einiger Einblick in die Physiologie der Mycetome zu erhoffen.

Eine allgemeine Erfahrung aus diesen Studien ist weiter, daß die Pilze sich nie im Organismus mengen, außer im Moment der In-

fektion. In den Mycetomen ist stets eine reinlichste Scheidung durchgeführt.

Eine weitere Frage, die hier zu stellen ist, ist die, ob die in den Dienst der Symbionten tretenden Wirtsgewebe spezifische Veränderungen oder auch Schädigungen aufweisen. Ersteres ist natürlich in weitgehendem Maße der Fall. Eine allgemeine Folge der Invasion der Zelle ist die Veränderung des Protoplasmas, das parallel der Größe der entsprechenden Symbionten weitmaschig wird. Durch die enorme Menge der sich gegenseitig drückenden Inwohner kann das Plasma scheinbar ganz verdrängt werden.

In den Bacteriocyten der Blattiden oder den Mycetocyten der Aphiden ist es manchmal nur mit Mühe festzustellen. Die Kerne bleiben teils rund, teils werden sie, besonders wenn es sich um etwas größere bohnenförmige oder runde Pilze handelt, eingebuchtet und so äußerst vielgestaltig, gelegentlich fast verzweigt. Fast stets ist eine starke Chromaticität festzustellen. Spezifische Mycetocyten haben Kerne mit spezifischer Struktur. Nie ist eine Invasion der Pilze in diese zu beobachten. Die gegenseitige Abhängigkeit von Pilzform (bzw. Quantität) und Kernform ist oft deutlich zu erkennen. Die Kerne des Mycetoms der *Cicada orni* sind rund, solange die Pilze lange Schläuche bilden, die an den Kernen vorbeiziehen, sie werden eingebuchtet, vielgestaltig, sobald aus den Schläuchen große runde und ovale Körper werden. Oder: die Kerne des äußeren Mycetoms der Schaumcicade sind rund in jungen Larven, die lockere schlauchförmige Pilze führen, vielgestaltet in geschlechtsreifen Tieren, deren Mycetocyten prall gefüllt sind mit runden Organismen.

Trotz einer solchen Deformation des Plasmas bleibt die Teilungsfähigkeit des Kernes erhalten. Ich habe im vorstehenden eine Anzahl Teilungsphasen beschrieben von Aleurodes- und Psyllidenmycetocyten, die ganz normal sind, Šulc hat schon eine abgebildet von *Coccura comari*; Pierantoni erwähnte Mitosen bei *Dactylopius*. Im Laufe der Embryonalentwicklung müssen sie ja sehr zahlreich sein. Also auch in dieser Hinsicht wird die Vitalität der Wirtszelle nicht geschwächt. Heymons berichtet von Amitosen im primären Mycetom der Blattiden.

Zweifellose Kerndegenerationen finden sich immerhin auch. Bei *Aleurodes* habe ich ganze Zellen sich auflösen sehen, bei der afrikanischen Cicade haben wir bei den Vorbereitungen zur Infektion viele Zellen und Kerne zugrunde gehen sehen. (Die Mycetomkerne im Darmlumen der Blattiden (s. S. 31) würden ohnedies zugrunde gehen.)

Es steht dies aber völlig im Hintergrund gegenüber der Summe gesunder Mycetocytenkerne, die jedes dieser Insekten besitzt.

Eine fast allgemeine, aber keineswegs letale Veränderung der Mycetocyten ist ihr bedeutendes Größenwachstum. Die meisten sind riesig, verglichen mit den übrigen Zellen des Tieres. Zum Teil ist dies wohl nur eine passive Aufblähung durch die Einlagerungen, aber doch sicher nur zum Teil, denn es ist ebensowohl fast stets das Vorhandensein besonders großer Kerne zu konstatieren. Es muß also wohl auch ein tiefer wirkendes Stimulans im Gefolge der Pilze auf die embryonale Zelle einwirken.[1]) Dies gilt nur für die obligatorischen Mycetocyten; fakultative werden durch die Invasion nicht mehr zum Wachstum angeregt, ihre Kerne behalten die alte Größe, auch wenn die Infektion eine sehr starke ist. Die Kerne, die bei Beginn der Entwicklung bei den Blattiden zwischen die Bakterien wandern, vergrößern sich, obwohl keine Zellgrenzen vorhanden sind! Eine zweite Folge besteht dagegen in einer Ausfallserscheinung. Ein Teil der Mycetocyten vermag auf Kernteilung Zellteilung folgen zu lassen, einem anderen geht dies ab. So entstehen Syncytien. Es gibt solche mit wenig Kernen bei *Aphrophora*, mit zahlreicheren bei *Ptyelus*, bei Psylliden, mit sehr vielen bei *Cicada orni* und mit einer enormen Anzahl bei der oft herangezogenen afrikanischen Cicade. Hier dürfen wir die Zahl auf Zehntausende schätzen (vgl. Schnitt Fig. 1 Taf. 9). Es ist dies eine ganz merkwürdige Begleiterscheinung der intracellularen Symbiose.

Es besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen systematischer Stellung des Symbionten und der Art ihrer Wohnung. Die in fakultativen Mycetocyten und in der Lymphe lebenden bilden eine Einheit, wie wir später sehen werden, ebenso die in komplizierteren Mycetomen.

2. Die Infektionsmodi der Symbionten.

Die Art der Infektion, über die meine eigenen Untersuchungen vor allem genauere Aufschlüsse ergeben haben, ist im allgemeinen eine ziemlich einheitliche. Von vornherein stehen abseits die Verhältnisse bei Blattiden. Hier umgibt, wie wir sahen, das Ei während seines gesamten Wachstums eine sekundär dort hingewanderte Bakterienschicht, die erst unmittelbar vor der Ablage des Eies diffus in dessen Oberfläche eindringen. Wir treffen also eine Wanderung

[1]) Eine sehr seltene Ausnahme bilden die recht kleinen Mycetocyten von *Aleurodes*, die dafür auch nur sehr wenige Pilze beherbergen.

der Symbionten aus ihren Zellen, eine Bewegung auf Eier zu, die ein bestimmtes Alter erreicht haben, wobei das Follikelepithel ohne Schwierigkeit durchbohrt wird.

Das sind Erscheinungen, die nicht nur bei der diffusen Infektion zu beobachten sind, sondern auch bei der polaren Infektion, bei der also eine bestimmte Stelle des Eies prädeterminiert ist als Eintrittspforte. Diese zerfällt ganz von selbst in zwei Unterabteilungen, Infektion am vorderen Eipol und Infektion am hinteren Eipol. Die erstere ist die bei weitem seltenere. Sie ist bis jetzt nur bei Cocciden beschrieben worden und auch hier kommt der zweite Typ unter Umständen vor.

Den primitivsten Fall habe ich im vorstehenden mitgeteilt und abgebildet von einer Rosencoccide. Die Pilze wandern im gleichen Zustand, in dem sie im Fettgewebe und in der Lymphe ohnedies überall zu treffen sind, in ganz geringer Zahl, etwa 15 Individuen stark, in den Follikel zwischen Ei und Nährzellapparat. Dort warten sie außerhalb des Eies — ganz wie bei Blattiden — lange Zeit. Denn das Ei war noch sehr jung zur Zeit der Invasion; erst wenn der Höhepunkt der Dotterspeicherung erreicht ist, treten sie ins Eiplasma, das anfangs, eine Grube bildend, vor ihnen zurückweicht, dann aber über ihnen sich schließt.

Etwas genauer beschrieben ist außerdem von Infektion an dieser Stelle nur noch ein Fall (von PIERANTONI). Bei *Dactylopius citri* verläuft nämlich der Vorgang ganz ähnlich, nur daß an Stelle von Einzelindividuen cystenartige Bläschen von vielen Pilzen einwandern, die aus einem Mycetom stammen. Die Zahl der Einwanderer wird dadurch bedeutend erhöht. So gering wie bei unserer Coccide ist sie sonst nirgends wieder (unter den bekannten Infektionen).

Damit ist mitgeteilt, was wir über die Einwanderung am Micropylenpol wissen. Bei Aphiden, Cicaden usw. geht sie am entgegengesetzten vor sich, verläuft jedoch unter gewissen Variationen. Bei Aphiden habe ich beschrieben, wie das Ei in einem ganz bestimmten Altersstadium an einer ganz bestimmten ringförmigen Zone attackiert wird und wie diese Stelle mit dem weiteren Wachstum verschoben wird. Hier findet also auch eine zielstrebende Wanderung durch den Follikel statt, aber die Organismen stauen sich dann nicht dort, sondern treten einzeln in ununterbrochenem Zug in den Eidotter ein. Sie durchbohren dabei eine schon stark entwickelte Eihülle; das Eiplasma zieht sich nicht vor ihnen zurück.

Etwas modifiziert fand ich den Modus bei anderen Aphiden, bei

denen ganze Komplexe, von einer Membran umhüllt, infizieren (also eine Parallele zu *Dactylopius*).

Im übrigen aber habe ich stets eine Stauung im Follikelepithel gefunden. Am Aphidenähnlichsten verläuft der Vorgang scheinbar noch bei *Icerya* (PIERANTONI). Dort besteht auch eine zirkuläre Infektionsstraße durch ein Follikel; die Pilze treten aber nicht einzeln ein, sondern erst, nachdem sie sich außerhalb des Eies angehäuft haben. Dann weicht das Ei etwas vor ihnen zurück und nimmt sie auf.

Bei disymbiontischen Tieren, deren Infektion ich zum erstenmal klarstellte, infizieren beide Formen vollkommen gemischt auf gleiche Weise, aber nicht quantitativ gleich.

Ich habe drei Cicaden untersucht, die mir gestatten, das Prinzipielle von dem Akzessorischen zu sondern. Die Infektion geht ziemlich spät vor sich, wenn das Ei schon reichlich Dotter gespeichert hat. Schon einige Zeit vorher aber erfüllen die Pilze die Follikelzellen, dort wo sie einen zapfenartig verschmälerten hinteren Fortsatz des Eies umhüllen. Deren Plasma wird dadurch mehr oder weniger vacuolisiert und deformiert. Auch ihre Kerne können dabei zu vielgestaltigeren Formen angeregt werden. Stets sind es beachtenswerterweise nur ganz bestimmte Zellen, die so zu Mycetocyten werden. Wir können sie deshalb obligatorische transitorische Mycetocyten nennen, transitorisch, denn in Bälde werden sie von den Pilzen verlassen, ihre innere Oberfläche reißt dabei, und diese treten in ein Lumen, das dadurch entstand, daß der Zapfen des Eises sich inzwischen zurückzog. Die Oberfläche desselben weicht aber noch weiter zurück, so daß eine Höhlung im Ei entsteht. In diese drängen die Pilze nach. Es scheint aber keineswegs so, daß dieses Zurückweichen mechanisch durch die Quantität der Symbionten bedingt ist, sondern es muß durch einen chemischen Reiz, der von den Pilzen ausgeht, bewirkt werden, denn man kann große Höhlungen finden, in die erst ganz wenig Pilze eingetreten sind. Unter regen Teilungserscheinungen fließt immer mehr von denselben über, wobei der Bruchsack entsprechend vergrößert wird.

Am Ende schließt sich das Eiplasma an der Eintrittsstelle und die Symbionten sind isoliert. Fast stets sind sie von einer scharfen Membran umhüllt (nur bei Cocciden scheint eine solche gelegentlich fehlen zu können. Die Form des Körpers ist variabel. Er kann der Eioberfläche dicht angelegen bleiben, oder etwas mehr in den Dotter sinken, kann kreisrund oder eiförmig sein. Ebenso schwankt die Zahl. Bei einer Coccide fanden wir etwa 15 Individuen, die

einzudringen pflegen; auf einem Schnitt durch den Körper der afrikanischen Cicade zählte ich 800 Individuen. Dazwischen sind alle Übergänge vorhanden.

Bei den Schaumcicaden ist die Infektion etwas modifiziert. Hier sammeln sich die Pilze in einem ringförmigen Teil des Follikels an. Das Ei entbehrt eines Zapfens. Die Zellen werden dadurch stark aufgetrieben, so daß dieser Teil des Follikels sich äußerst scharf absetzt von dem übrigen. Die Kerne werden ganz wie bei stationären Mycetocyten deformiert.

Wir haben eine Anzahl Eigenschaften dabei zu verzeichnen gehabt, die uns einen Einblick in die hohe Spezifität einzelner Gewebszellen, beziehungsweise deren Chemismus gestatten. Wir haben gefunden, daß zu einer ganz bestimmten Zeit in der Lebensgeschichte des Wirtstieres seine Symbionten die infektionsbereite Form annehmen und daß, wenn es sich um mehrere solche handelt, diese synchron sich entwickeln. Sie verlassen das Mycetom und dringen an einer ganz bestimmten Stelle in den Follikel und dann in das Ei. Diese Stelle muß also irgendwie taktisch auf ihre Bewegung wirken. Unmittelbar daneben liegende Follikelzellen enthalten nie Pilze! Diese Taxis ist aber nur in einem ganz bestimmten Entwicklungsstadium des betreffenden Eies vorhanden, das bei verschiedenen Tieren verschieden ist. Vor und nachher ist diese Eigenschaft nicht wirksam. So ist auch die Zahl der Eindringlinge eine in hohem Grade fixierte.

Die Perzeptionsfähigkeit des Eies ist entweder synchron der des Follikels (Aphiden), oder wird erst später erreicht. Auch hier müssen wir eine uns unbekannte Wechselbeziehung im Chemismus von Ei und Pilzflora postulieren. Beobachtungen der Protistologie geben eine Parallele zu dem Verhalten des Eiplasmas hierbei. Neresheimer hat die Infektion der Blutkörperchen vom Frosch durch *Lankesterella* beobachtet und fand, daß schon vor einer unmittelbaren Berührung mit den Parasiten das Blutkörperchen ihm Pseudopodien entgegenstreckt und schließlich eine Bucht vorbereitet, in die das nun erst ganz herangekommene Tier hineinschlüpft, und die sich dann hinter ihm schließt. Ganz ähnlich buchtet sich das Ei für die Pilze ein. Hier wie dort müssen wir wohl Stoffe annehmen, die der Angreifende aus einer gewissen Entfernung schon wirken lassen kann, und die die Oberflächenspannung des Objekts vorübergehend in einer für ihn zweckmäßigen Weise alterieren. Auch die der Einsenkung vorangehende Pseudopodienbildung konnte ich bei Eiern beobachten.

Aufmerksam gemacht sei ferner noch auf die Fähigkeit des Eies, die Vermehrungstätigkeit der eingedrungenen Pilze so zu regulieren, daß sie keinerlei Störung für dasselbe bedeuten.

PIERANTONI glaubt, daß bei der Infektion am hinteren Ende (*Icerya*) die Micropyle der Weg für die Pilze sei; er übersieht dabei, daß stets der von der Geschlechtsöffnung abgewandte Pol des Eies die Micropyle bildet. Seine Spekulationen, die er an die eventuellen Folgen eines Micropylenverschlusses durch die Pilze knüpft, sind daher hinfällig.

Der Infektion des Eies steht bei viviparen Formen die Infektion des Embryos gegenüber. Wir kennen bis jetzt zu wenig Details, um sie ausführlicher behandeln zu können. Prinzipiell unterscheidet sie sich, indem sie in der Infektion eines vorher pilzfreien Embryos besteht; genähert wird sie der Ovarialinfektion dadurch, daß auch hier der Follikel den vorübergehenden Aufenthaltsort der Pilze darstellt.[1])

3. Die Symbionten während der Entwicklung.

(Textfig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13, 14; Taf. 12 Fig. 7, 8, 9.)

Ohne Zweifel ist die Frage, wie nun das sich entwickelnde Ei mit dem unorganisierten Ballen von Pilzen verfährt, bis diese im fertigen Mycetom liegen, mit eine der interessantesten bei unserem Thema. Die Kenntnisse dazu sind aber noch recht lückenhaft, so daß eine detailliertere Vergleichung heute unmöglich ist. Wir wissen nicht, wie bei einer Coccide, deren Pilze diffus im Tier leben, sich diese verhalten, weder wann sie aus ihrem abgegrenzten Bezirk ausschwärmen noch wie sich die Fettzell**anlage** topographisch zu diesem verhält. Wir wissen nicht, wie die merkwürdigen Vorgänge sich gestalten, die aus einem Ballen, der ein Gemisch zweier Pilze enthält, die Komponenten sondern, die einen ins Fettgewebe frei lassen, die anderen konzentriert behalten und zu einem Mycetom gestalten, das nie auch nur ein einziges Individuum der anderen Sorte enthält. Wir kennen endlich nicht die entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen, die den Bau der höchstkomplizierten Mycetome bedingen.

Hier hat noch manche Untersuchung einzusetzen. Wir wissen, daß mit der Blastodermbildung eine Verlagerung in der Tiefe des Dotters statt hat, eventuell, wie bei Aphiden bis in seine Mitte.

---

[1]) Während des Druckes kann ich hier anhangsweise mitteilen, daß sich bei *Aleurodes* insofern ein ganz anderer Modus findet, als völlig intakte Mycetocyten einwandern.



Bald darauf treten offenbar stets indifferente Zellen (Dotterzellen) an die Pilze heran (also wiederum eine Taxis), umhüllen diese allseitig und dringen in diese selbst ein, um sie entweder in einzelne Zellen aufzuteilen oder ein Syncytium zu bilden. Vom Keimstreif pflegte dieses embryonale Mycetom unabhängig zu bleiben. Mit der Ausbildung des Darmes pflegt — soweit wir wissen — eine Zerteilung in ein rechtes und linkes Mycetom vor sich zu gehen, falls nicht die Imago ein unpaares beibehält.

Mehr können wir nicht sagen. Details möge man im historischen Kapitel nachsehen, besonders was Cicaden betrifft, die HEYMONS daraufhin flüchtig untersuchte. Ihm danken wir auch eingehendere Angaben über das Verhalten der Bakterien der Blattiden, die auch hierin eine Sonderstellung einnehmen. Diese konzentrieren sich erst während der Entwicklung in der Mitte des Dotters, wenn der Keimstreif diesen zu umwachsen anfängt. Auch hier legen sich Dotterzellen an. Die Masse — das primäre Mycetom können wir es nennen — gerät in das embryonale Darmlumen, verläßt aber nach einiger Zeit dieses und die zwischen ihnen liegenden, pathologisch reagierenden Kerne; die Bakterien durchwandern das Darmepithel und gelangen so endlich zu den Fettzellen, von denen sie einen Teil besetzen und für immer ihrer Funktion entziehen. Diese merkwürdigen zielbewußten Bewegungen sind völlig aktive! So müssen wir auch hier eine Anzahl unbekannter, äußerst genau funktionierender chemischer Beziehungen zwischen Pilz und Wirtsgewebe annehmen.

Genauer orientiert sind wir auch noch bezüglich des Verhaltens der Mycetome bei der Entwicklung der viviparen Aphiden. Um mich nicht zu sehr zu wiederholen, verweise ich hierzu auf das historische Kapitel. Hier liegen die Verhältnisse relativ einfach und zeigen wenige Vergleichspunkte zu den übrigen Tatsachen, entsprechend der beträchtlichen Modifikation der Infektion sowohl wie der Entwicklung. Über vivipare Cocciden besitzen wir unklare Angaben METSCHNIKOFF's, hinter denen interessante Vorgänge zu stehen scheinen, die ein erneutes Studium erheischen.

4. Die gegenseitigen Vorteile.

Einen Gedanken an Parasitismus wird die Lektüre des Vorstehenden kaum mehr aufkommen lassen. Wir brauchen ihn nicht zu widerlegen. Das gleiche gilt wohl von der Annahme eines zufälligen „sinnlosen“ Kommensualismus. Es war zu viel im vorangehenden von komplizierten Gesetzmäßigkeiten die Rede, denen ganze

Tiergruppen in ausschließlicher Weise unterworfen sind. Die Leistungen, die das Wirtstier infolge der Anwesenheit der Pilze übernommen hat, sind zu große und zu spezialisierte; sie sind generell geworden, und bilden ein unzertrennliches Stück ihrer systematischen Charakterisierung. Die festen Bahnen, in die die entwicklungsgeschichtlichen Begleiterscheinungen festgelegt sind, sprechen für eine phylogenetisch sehr frühe Einrichtung nicht minder wie die geographische Verbreitung und die starken Modifikationen, die der übrige Bau von Embryo und Imago dadurch erlitten hat.

So sicher in unseren Augen der Schluß aus alledem auf eine echte Symbiose ist, so unklar ist heute noch ihre Bedeutung, vor allem für das Wirtstier. Daß die Pilze Nahrung und Wohnung erhalten, liegt auf der Hand. Sie befinden sich ohne Zweifel etwa in ähnlichen Bedingungen, wie in einer Reinkultur auf einem ihnen zusagenden Nährboden (auch wenn wir gewisse Hemmungen von seiten des Wirts gegenüber einer allzugroßen Vermehrungstätigkeit annehmen). Welche Stoffe ihnen das Tier liefert, wissen wir dagegen nicht. Gewiß sind es in den einzelnen Fällen verschiedene.

Der Aufenthalt im Insektenkörper bringt ihnen Garantie gegen schädigende Einflüsse der Atmosphäre aller Art, denen gegenüber die neuen Feinde, die der Wirt besitzt, weniger ins Gewicht fallen dürften. Die Propagation des Tieres, die ja bei einer Anzahl eine enorme ist (Aphiden, Psylliden, Cocciden!) bedeutet eine ebensolche für sie. Wir sind in völliger Unkenntnis, was das Schicksal der Pilze ist, wenn der Wirt stirbt; aber es ist wohl möglich, daß das für sie keinen Tod bedeutet, sondern Dauerstadien anregt und frei lebende saprophytische Generationen zu Folge hat.

Über die Beteiligung der Pilze am Stoffwechsel des Tieres können wir mit der bis jetzt geübten morphologischen Methode nichts eruieren. Sie hat uns lediglich eine Basis gegeben, solche Untersuchungen in Angriff zu nehmen. Die Gärungswissenschaft hat uns eine solche Variabilität der chemischen Fähigkeiten der Hefen, hefenähnlicher Organismen und Bakterien aufgedeckt, daß es eine Hintansetzung aller ihrer Resultate bedeuten würde, hier bestimmt gerichtete Hypothesen aufzustellen, zumal wir sicher vor einer hochgradigen Spezifität stehen. Die meisten der Tiere, die Symbionten führen, sind an ganz bestimmte Pflanzen gebunden und verhungern lieber, als daß sie an einer anderen saugen. Sie nähren sich also von den verschiedensten zuckerführenden Pflanzensäften. Andere sind nahezu Allesfresser wie die Blattiden oder oder leben von Holzstoffen. Die Ameisen nähren sich, wenigstens zu einem

beträchtlichen Teil, von zuckerhaltigen Aphidenexkrementen oder tierischen Eiweißkörpern. Solange wir hierzu keine eingehenden Teiluntersuchungen haben, wird diese Frage nicht gelöst werden.

Šulc denkt an einen weiteren Abbau der Urate, wie ein solcher bei *Cyclostoma* durch Bakterien bewerkstelligt wird und erinnert dabei an das Fehlen der Malpighi'schen Gefäße bei Aphiden und ihren verkümmerten Zustand bei Cocciden. Die Cicaden, Aleurodes usw. haben aber wohlentwickelte Vasa Malpighii. Ferner denkt er an die Möglichkeit eines bakteriziden Organs, weil klinische Erfahrungen vorhanden sind, die eine starke Abnahme der Virulenz der Bakterien und ihren raschen Tod nach Hefeanwendung betonten (bei Colpitis und Cervicitis).

Auch Pierantoni stellt sich die Bedeutung der Symbionten in einer enzymatischen Wirkung vor und denkt an eine Zerlegung des aufgenommenen Zuckers. Solche Vorstellungen können leicht zu eng gefaßt sein. Bei den Blattideneiern, die während ihres ganzen Wachstums in einem Korb von Pilzen stecken, ist die Annahme einer Betätigung beim Stoffwechsel des dotterbildenden Eies recht nahe liegend. Bei den merkwürdigen sekundären Verlagerungen der Pilze der Aleurodesarten, die sie in beiden Geschlechtern in engste Beziehung zu den Geschlechtsorganen bringen, müssen wir wieder einen anderen unbekannten Sinn vermuten. Und man kann nicht glauben, daß die Hefezellen, die wir im Darmepithel der Käfer finden, funktionieren, wie ähnliche Pilze, die in Fettzellen liegen.

5. Die systematische Stellung der Symbionten.

Die Beurteilung der systematischen Stellung der Symbionten, über die wir nun eine Summe morphologischer Details kennen, ist trotz alledem noch eine äußerst schwierige, zum Teil unmögliche. Als Zoologen steht mir hierüber augenblicklich überhaupt keine entscheidende Stimme zu und es muß die Hoffnung bestehen bleiben, daß Botaniker, die auf diesem Gebiete Spezialisten sind, sich recht bald darüber äußern. Ihnen dürfte dieses Kapitel immerhin die Beurteilung der bis jetzt noch rein zoologischen Literatur wesentlich erleichtern; den Zoologen aber soll es rasch orientieren, inwieweit die einzelnen Symbionten schon systematisch charakterisiert sind. Es ist vorauszusehen, daß aus diesem Kapitel in einigen Jahren ein Buch werden müßte, denn die Formenmannigfaltigkeit dieser neu erschlossenen biologisch einheitlichen Pilzgruppe ist fast ebenso groß, ja vielleicht größer als die Specieszahl der Cicaden, Cocciden, Psylliden usw. der ganzen Erde; vielleicht größer, weil, wie wir

sahen, viele Formen, zwei, ja unter Umständen drei verschiedene Pilze führen. Und was wissen wir endlich über symbiontische Darmbewohner der Wirbellosen? Hier scheint mir noch ein großes, unbebautes Feld, das die allmählich entstehende Physiologie der Wirbellosen nicht vernachlässigen darf.

Sicherlich ist das, was wir an intracellularen Symbionten bei Insekten heute kennen, keine systematische Einheit. Es fällt nicht schwer, von vornherein die Symbionten der Blattiden als echte Bakterien abzutrennen. BLOCHMANN hatte ihre Natur schon vermutet und MERCIER hat sie durch seine Kulturen zur Gewißheit erhoben. Gewiß ist dieser *Bacillus cuenoti* aber nicht der einzige Blattidenbewohner. Es fehlen jedoch heute noch vergleichende Untersuchungen an einer größeren Artenzahl, selbst an den einheimischen Formen. Das gleiche gilt höchstwahrscheinlich von den Organismen, die BLOCHMANN bei Ameisen entdeckte. Über sie will ich in einer folgenden Studie eingehender berichten.

Weitere echte Bakterien sind uns nicht bekannt geworden. Wir können mit Bestimmtheit sagen, daß die Symbionten der Cicaden, Cocciden usw. keine Bakterien sind.

Dagegen spricht vor allem die Vermehrung durch Knospenbildung, wie sie an sehr vielen Formen gefunden wurde, die Art der Mycelbildung, das Fehlen von bakteriensporenähnlichen Bildungen, das Auswachsen zu langen Schläuchen und anderes mehr. Auch fehlt den Organismen offenbar nirgends ein Kern, wenn es manchmal auch Schwierigkeiten macht, ihn aufzudecken, und bei manchen Arten bis jetzt nicht gelungen ist. Er ist stets aus einem Caryosom und einem homogenen einhüllenden Bläschen zusammengesetzt. Ich habe auch zum ersten Male seinem Teilungsmodus Beobachtung geschenkt (von einer Angabe BALBIANI's für Aphiden abgesehen). Das Caryosom teilt sich dabei, die Tochtercaryosomen bleiben mit einer zarten Desmose verbunden; der chromatinfreie Teil des Kernes zerschnürt sich gleichzeitig. Erst relativ spät folgt die Teilung des Plasmas.

Das meiste, was wir von den Formen wissen, erinnert an Hefepilze, und dafür haben sich auch eine Anzahl Kenner auf dem Gebiete entschieden. VEJDOVSKY, NEMEČ, LINDNER haben sich dahin ausgesprochen und ŠULC und PIERANTONI teilen die Ansicht. Auch GUILLIERMOND hält dies nach dem bisher Publizierten für wahrscheinlich. DOBELL äußert sich bezüglich der *Kermincola* ŠULC dahin, daß sie sicher ein Pilz und kein Bakterium sei. Zu dem *Schizosaccharomyces chermitis strobilobii* bemerkt er, daß er große Ähnlichkeit mit manchen „fusiformen Bakterien“ habe.

Zur Klarstellung der Verwandtschaften gehören vor allem künstliche Kulturen, die den Pilzen einen anderen Vegetationsmodus geben. Man hat auch bei pathologisch wirksamen Hefen Veränderungen in der Vermehrungsweise innerhalb des fremden Organismus beobachtet. Wir halten auch die Hefennatur für einen großen Teil der Symbionten für ziemlich sicher, aber auch die bisherige Hefenforschung liegt mit ihrer Systematik im Argen und führt eine Anzahl „hierhergehöriger“ unklarer Organismen. Diese werden nun beträchtlich vermehrt.

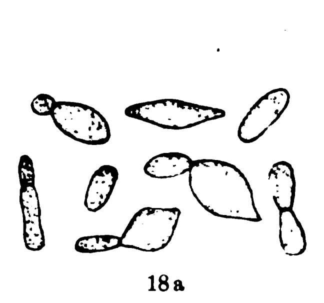
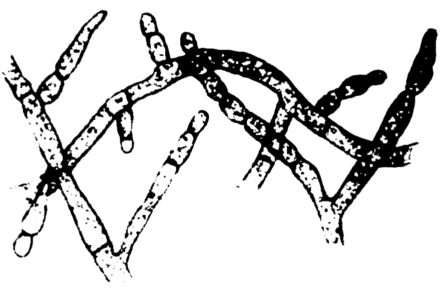
Es ist uns allein möglich, gewisse einheitliche Gruppen innerhalb der Symbionten aufzudecken und zu betonen, um so eine gewisse Ordnung zu schaffen. Die erste, die wir zusammenstellen, enthält nur Organismen, die in fakultativen Mycetocyten oder in der Lymphe leben, dort nie Mycelien bilden, in allen Entwicklungsstadien des Wirts auf dem gleichen Stadium stehen, stets in ihrer Gestalt zwischen Zigarren-, Zitronen- oder Tränenform sich bewegen und einen meist deutlichen Kern besitzen. Hierher sind zu stellen:

Saccharomyces apiculatus var. ***parasiticus*** LINDNER 1895.

Der *Saccharomyces apiculatus* REES. (*Hansenia apiculata* LINDNER) ist eine auf süßen Früchten (Stachelbeeren, Weinbeeren, Kirschen, Pflaumen) im Sommer, und in der Erde im Winter lebende Hefe von nicht ganz sicherer Stellung. Ihre Zellen sind meist zitronenförmig. Sie liefert wenig Alkohol ($^1/_6$ im Vergleich zu *Saccharomyces cerevisiae*), da sie Maltose nicht vergärt und auch Saccharose nicht invertieren kann. Bei ungünstigen Verhältnissen herrschen eiförmige oder verlängerte Formen vor. LINDNER gibt an, daß sie in der Kultur erst Sporen bilde und zwar eine im Ascus.

Dieser Form schloß nun LINDNER 1895 Organismen an, die, ähnlich gestaltet, sich in Cocciden auf Oleander, Lorbeer, Myrten, Epheu usw. fanden. Wir glauben, daß dies eine zu weitgehende Homologisierung einer ganzen Anzahl verschiedener Organismen war, und daß dieser Terminus am besten überhaupt zu streichen ist, da die folgenden Untersuchungen gezeigt haben, daß auch ganz nahestehende Tiere systematisch zu trennende Symbionten besitzen. KOHL schreibt in seinem Lehrbuch, daß er LINDNER's Beobachtungen an Cocciden von Aprikosen, Phönixpalmen, Epheu bestätigt habe und bildet Pilze aus einer „Epheuschildlaus“ ab. Er steht nicht an, dem LINDNER'schen Sammelbegriff beizustimmen.

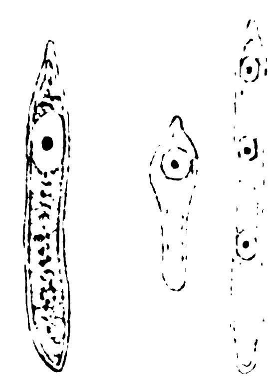
Oospora saccardiana Am. Berlese 1906 (Textfig. 18) lebt zahlreich (etwa 60—70000 in der Lymphe von *Ceroplastes rusci* (Coccide). In dem Wirtstier bildet sie kein Mycel, sondern nur freie saccharomycetenähnliche Formen; länglich eiförmig, oft an beiden Seiten zugespitzt, zitronenförmig; meist 6—7 μ lang und 2—2,5 μ breit; granuliertes Plasma. Knospung meist an einem Ende, selten an beiden. Vor der Eiablage finden sich zahlreiche große Individuen, bis zu 16—18 μ.

18a 18b

Textfigur 18. *Oospora saccardina* Am. Berlese.
a) Form aus dem Wirtstier, b) auf künstlichem Nährboden (nach Berlese).

In Gelatinekulturen mycelbildend, reich unregelmäßig verzweigt, trennende Querwände. 1,8—2,5 μ Durchmesser. Endständige Conidien auf kurzen Ästen, elliptisch eiförmig (5,3—6 × 2—2 μ), innen granuliert, hyalin. — Aerob; bestes Substrat Gelatine; wächst langsam auf Agar, Glycerin, Kartoffel usw.; keine Fermentation in Zuckerlösungen.



Textfigur 19.
Kermincola kermesina K. Šulc. (Nach Vejdovsky.)

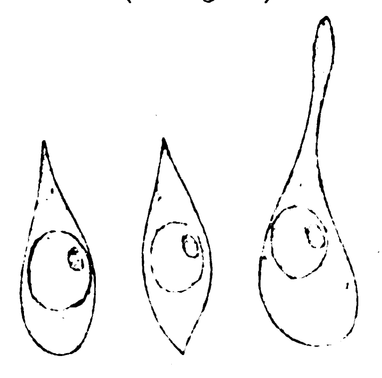
Kermincola kermesina Šulc 1906 (Textfig. 19)

lebt in *Kermes quercus* (Coccide); meist länglich, mit parallelen Seiten, 20 μ lang, 4 μ breit; das eine Ende breit abgerundet oder allmählich abgestutzt, das andere rasch verschmälert, zipfelartig ausgezogen. Im Wirtstier kein Mycel bildend. Im Leben weingelb oder wasserhell; die periphere Zone und Spitze fast durchsichtig; feinkörniges Plasma mit metachromatischen Massen in der

Mitte. Kern sehr deutlich, rund, mit homogenem Kernsaft und rundem Caryosom[1]), 3 μ im Durchmesser, in der Mitte des Pilzes, nur selten an einem Ende. Hie und da Individuen mit 2—4 Kernen; dann 40—60 μ lang. Das zipfelartige Ende manchmal gespalten. Knospen terminal. In Kulturen nicht beobachtet (Wasserkulturen abgesehen, in denen Membranverstärkung auftritt; VEJDOVSKY).

Kermincola physokermina ŠULC (Textfig. 20)

lebt in *Physokermes abietis* (Coccide). Im Wirtstier kein Mycel bildend. Kürzer als *K. kermesina*, 10 μ lang, 3 μ breit; tränenförmig, selten an beiden Enden spitz und dann spindelförmig. Plasma hie und da mit Vacuole und Körnchen. Kern sehr groß, relativ größer als bei *K. kermesina*, mit peripher liegendem Caryosom, deutlich; ohne lichte Randzone. Plasma dicht. Knospung in der Längsachse.

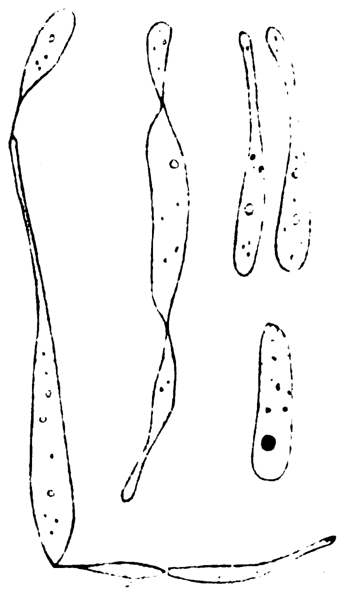


Textfigur 20. *Kermincola physokermina* K. ŠULC. (Nach K. ŠULC.)

Saccharomyces cicadarum ŠULC 1910.

(Textfig. 21; Taf. 6 Fig. 4)

lebt im Fettkörper der *Cicada orni*; nur vorübergehend noch in der Lymphe, infiziert das Ei gemeinsam mit *Cicadomyces cicadarum*; im Wirtstier kein Mycel bildend. Die nichtsprossende Zelle 10—12 μ lang, 2—3 μ breit, oft viel länger. Die eine Hälfte meist schmäler, die andere breiter als die Mitte, erstere spitz auslaufend, letztere stumpf, daher schlank-tränenförmig. Ein Kern (Caryosom mit Bläschen), selten

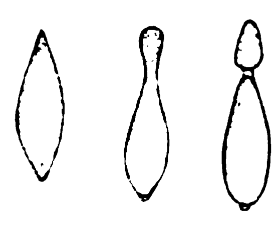


Textfigur 21. *Saccharomyces cicadarum* K. ŠULC. (Nach ŠULC.)

[1]) VEJDOVSKY gibt an, daß bei keinem anderen Saccharomyceten der Kern so deutlich sei.

2—3 (ŠULC) von 0,6 μ Durchmesser, meist im stumpfen Ende; fein reticuliertes Plasma; oft eine Vacuole im hinteren Teil; einige kleine metachromatische Körner. Sprossung polständig, gelegentlich bleiben bis zu 5 Individuen vorübergehend beisammen (ŠULC), zum Teil nur durch feine Fäden verbunden.

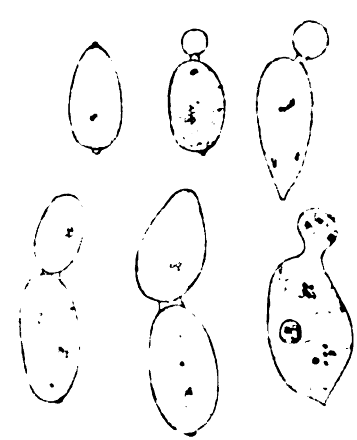
Saccharomyces macropsidis lanionis ŠULC 1910 (Textfig. 22)



Textfigur 22.
Saccharomyces macropsidis lanionis ŠULC. (Nach ŠULC).

lebt frei in der Lymphe von *Macropsis lanio* L. (Jassiden, Cicaden). Bildet im Wirtstier kein Mycel. 3 μ lang, 1 μ breit; länglich eiförmig; oder an einem oder beiden Enden zugespitzt. Plasma grobwabig; Kern deutlich, rund, meist mittelständig; einige metachromatische Körner. Sprossung terminal, Knospe anfangs regelmäßig elliptisch, dann schön eiförmig, mit der stumpfen Seite nach der Mutterzelle gewandt; größere und kleinere Vacuolen; keine längeren Sproßverbände gefunden.

Saccharomyces conomeli limbati ŠULC 1910 (Textfig. 23)



Textfigur 23.
Saccharomyces conomeli limbati ŠULC.
(Nach ŠULC.)

lebt frei in Menge in der Lymphe von *Conomelus limbatus* FAB. (Fulguriden, Cicaden). Keine Mycelbildung im Wirtstier; meist elliptisch oder eiförmig, selten biskuitförmig. Plasma grobwabig; metachromatische Körner klein, vielfach in Häufchen. Kern klein, mittelständig oder wandständig, deutlich. Sprossung. Die Sprossen terminal oder etwas seitlich-terminal, zuerst rund, dann allmählich eiförmig: lösen sich erst, wenn sie die Größe der Mutterzelle erreicht haben; nie mehr als zwei Individuen zusammenhängend; Länge 3 μ, Breite 1 μ.

Coccidomyces rosae Buchner 1911 (Taf. 3 Fig. 1—7)
lebt in Fettzellen und der Lymphe von *Lecanium corni* Bouché (Cocciden), länglich, meist an einem Ende spitz auslaufend, am anderen rund, oft auch an beiden Enden spitz; diffus zerstreute Granula, Knospung an der Spitze ca. 8,5 μ lang.

Psyllidomyces tenuis n. gen. n. sp. (Taf. 5 Fig. 4—7)
lebt in den Fettzellen und der Lymphe einer Psyllide der Weide, die außerdem noch zwei andere Pilze beherbergt; ob stets, ist nicht ganz sicher. Gelegentlich findet er sich auch im Mycetom selbst; ähnlich der *Kermincola kermesina* Šulc; stabförmig, an beiden Enden meist spitz zulaufend; doch die längste Strecke mit parallelen Wänden. Kerne in der Mitte, mit fast ebenso großem Durchmesser wie der des Pilzes selbst. Variiert ziemlich in der Länge. Manchmal zwei- und dreikernige Individuen, die dann entsprechend länger sind. Mycelbildung im Wirtstier nicht vorhanden. Plasma stark granuliert.

Lecaniascus polymorphus Moniez 1887
lebt in *Lecanium hesperidum*, sehr veränderlich; länglich eiförmig und dann 4—5 μ lang. Knospung wie bei Hefen. Es entstehen im Wirtstier Mycelien bis zu 50—60 μ Länge mit Einschnürungen. Ziemlich selten Ascosporen von variabler Form, Länge 40 μ und mehr, voll länglich ovaler Sporen. Diese Angaben stimmen schlecht zu den vorstehenden und der genauen Schilderung Leydig's von dem *Lecanium hesperidum*-Symbionten, von dem die erste Entdeckung stammt, der nie Mycelien fand. Es ist überhaupt der einzige Fall, daß ein Pilz von dieser Gruppe im Wirtstier mycelbildend vorgefunden wurde. Vejdovsky hält es für möglich, daß Moniez Lecanien vorlagen, die von Mycelien der *Alternaria tenuis* befallen war. und ich schließe mich dem an.

Eine weitere wahrscheinlich einheitliche Gruppe besteht aus kleinen, meist runden Organismen, als deren Typ die Symbionten der Aphiden gelten können. Bei ihnen kommt Teilung durch Q u e r w a n d b i l d u n g vor und Knospung scheint im Wirtstier zu fehlen. Dann offenbaren sie sich aber unter Umständen in Kulturen als Saccharomyceten mit typischer Knospung (Pierantoni für Aphidensymbionten). Šulc stellt sie unter die Gruppe der Schizosaccharomyceten, einer Gattung, die — von Lindner (1895) entdeckt — sich in heißen

Ländern findet (Afrika, Türkei, Kleinasien) und sich durch die Querwandbildung von *Saccharomyces* unterscheidet. Sie enthält durchweg Gärungserreger.

Wir sind bei unseren heutigen Kenntnissen nicht imstande, über diese Homologisierung Sicheres zusagen. Knospung geht meines Wissens den wenigen, der Brauereiwissenschaft bekannten Formen ab. Dagegen bestehen zweifellos gewisse Übereinstimmungen im Teilungsmodus; es fehlen vor allem die typischen Sporulationszustände, um die Einordnung zu stützen.

Schizosaccharomyces aphidis ŠULC 1910 (Textfig. 24)



Textfigur 24.
Schizosaccharomyces aphidis K. ŠULC. (Nach ŠULC.)

nennt ŠULC den Symbionten der *Aphis amenticola.* Lebt in obligatorischen Mycetocyten; kreisrund, 4 μ Durchmesser. Querteilung. Sporenbildung wie bei *S. aphalarae calthae.* Sproßverbände, deren Individuen eine breite Verbindung besitzen.

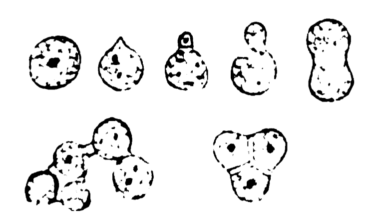
Schizosaccharomyces drepanosiphi n. sp. (Taf. 1).

ŠULC scheint dazu zu neigen, daß die Aphidensymbionten alle gleich seien. Dies ist sicher nicht der Fall. Schon die ganz verschiedenen Färbungen deuten darauf und die variablen Formen der Infektion. Ich nenne die vorstehende Art nur mit Vorbehalt Schizosaccharomyces. Sie ist in den einzelnen Zellen von verschiedener Größe. Die Radien der kleinsten verhalten sich zu den größten beobachteten etwa wie 1 : 10. Je größer der Pilz ist, desto größer werden die Waben des Plasmas. Besonders dicht sind einzelne Ansammlungen an der Peripherie, so daß die Form auf den ersten Blick wie kleine Kerne aussieht. Die Kerne sind jedoch Caryosomkerne, die in großen und kleinen Individuen gleich klein sind. Ihre Teilung beschrieben. Bei Wanderungen (Infektion) können die Kugeln länglich werden. Individuum im Ei 2—4 μ im Durchmesser.

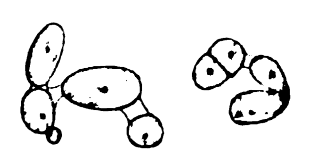
Schizosaccharomyces aphalarae calthae ŠULC 1910 (Textfig. 25)

lebt zusammen mit zwei anderen Pilzen im Mycetom von *Aphalara calthae* (Psylliden); kreisrund, dichtes Plasma, metachromatische Körper und Vacuolen. Querteilung und Sprossung; durch letztere

entstehen Sproßverbände mit bis 6 Individuen, die breit zusammenhängen. Sporenbildung (meist 3 in einer Zelle). Copulation aus hantelförmigen Individuen erschlossen. Durchmesser 4 μ.



Textfigur 25.
Schizosaccharomyces aphalarae calthae Šulc. (Nach Šulc.)

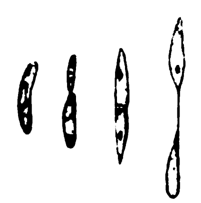


Textfigur 26.
Schizosaccharomyces psyllae försteri Šulc. (Nach Šulc.)

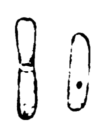
Schizosaccharomyces psyllae försteri Šulc 1910 (Textfig. 26) lebt in *Psylla försteri* (Psylliden); länglich elliptisch. Sproßverbände.

Schizosaccharomyces chermetis strobilobii Šulc 1910 (Textfig. 27)

lebt in Mycetomen in *Chermes* (*Gnaphalodes*) *strobilobius* Kalt. 1—2 μ lang; kümmelsamenförmig, einige Vacuolen, metachromatische Körperchen, deutlicher Kern. Teilung durch quere Scheidewand, dann Einschnürung, bis die Tochterindividuen nur noch ein langer dünner Faden hält. Sprossung nicht bekannt.



Textfigur 27.
Schizosaccharomyces chermetis strobilobii Šulc. (Nach Šulc.



Textfigur 28.
Schizosaccharomyces chermetis abietis Šulc. (Nach Šulc.)

Schizosaccharomyces chermetis abietes Šulc 1910 (Textfig. 28)

lebt in Mycetomen in *Chermes abietis* L., etwa so lang wie vorhergehende Form; länglich oval, mit fast parallelen Seiten. Querteilung.

Keine Fäden zwischen Tochtertieren. Sprossung nicht beobachtet Ähnlichkeit mit *Schizosaccharomyces pombe* LINDNER.[1])

Schizosaccharomyces šulcii BUCHNER = *Cicadomyces šulcii* BUCHNER 1911 (Taf. 8).

Ich stelle mit Vorbehalt diesen Pilz unter den Gattungsnamen *Schizosaccharomyces*, um anzudeuten, daß er zu den im vorstehenden aufgeführten Organismen zu rechnen ist. Er lebt in den Fettzellen einer Cicade aus Japan, die außerdem einen Mycetombewohner führt. Wenn er sich wenig teilt (bei der Infektion vor allem) ist er rund, wenn er knospt, birnförmig. Knospungspunkt ist der spitz auslaufende Teil. Sproßverbände von vielen Individuen verschiedenster Größe, mit zentralem Vereinigungspunkt; infolgedessen oft regelmäßig rosettenförmg. Außerdem Teilung durch Querteilung, biskuitförmiges Einschnüren. Plasma meist mit einer großen Vacuole, so daß Ringform entsteht. Bei der Teilung teilt sich auch die Vacuole; besonders an knospenden Individuen die Vacuolen kleiner und zahlreicher; wechselnde Mengen färbbarer Substanz im Plasma. Kern besteht aus Caryosom und Bläschen. Um den Pilz oft eine homogene helle Zone. Durchmesser der Individuen im Ei ca. 3 μ.

Aleurodomyces signoretii[2]) **_n. gen. n. sp._** (Taf. 4).

Diese Form ist wohl auch hier anzureihen. Sie lebt in obligatorischen Mycetocyten von *Aleurodes sp.*; ist rund oder oval. in der Wirtszelle meist durch den gegenseitigen Druck deformiert. Das Plasma grobwabig, oft mit größeren Vacuolen, in freiem Zustand in Knospung zu beobachten, dann birnförmig, wie *Schizosaccharomyces šulcii* BUCHNER. Knospen in verschiedenen Größen, mit dem spitzen Ende zusammenhängend. Plasma, besonders der kleinen Knospen, mit wechselnden Mengen färbbarer Substanz. Kern vom Caryosomtyp. Teilung nicht beobachtet. Mycetocyten 8—13 μ im Durchmesser, Pilze 2—5 μ.[3])

---

[1]) Angesichts der differenten Symbionten bei zwei so nahestehenden Chermesarten macht ŠULC mit Recht darauf aufmerksam, daß damit ein wichtiges diagnostisches Mittel zur Identifizierung einzelner Stadien gegeben ist, bzw. für die Selbständigkeit einzelner Arten.

[2]) Ich nenne die Form nach dem ausgezeichneten Coccidenkenner SIGNORET, der als erster den „Pseudovitellus“ der Aleurodiden beobachtete (1867).

[3]) Nach den soeben während des Druckes erhaltenen Zuchtresultaten ist es sicher, daß das in Fig. 1 abgebildete Tier einer anderen Spezies angehört.

Es folgt nun eine dritte Gruppe, wenn wir von den Blattidenbakterien absehen, die in ihrer Einheitlichkeit und ihren charakteristischen Eigenschaften sich erst durch die voranstehenden Untersuchungen ergab. Sie wird vor allem durch ihren komplizierten Zyklus gekennzeichnet, den sie im Wirtstier durchläuft. Durchweg geht die Infektion mittels kleiner rundlicher Organismen vor sich, die während der Embryonalentwicklung in Schläuche von oft sehr großer Länge auswachsen, denen Querwände fast völlig (?) fehlen, vor der Infektion unter bestimmten Begleiterscheinungen wieder rund werden, in diesem Zustand eine Teilungsperiode durchmachen und dann erst infizieren. Diese Formen leben ausschließlich in Mycetomen, die zum Teil sehr kompliziert sind, oft mit einem oder selbst zwei anderen Symbionten zusammen. Sie sind zum Teil ungenügend charakterisiert, da nur ein einzelnes Stadium beschrieben wurde (Šulc). Pierantoni hat als erster einen solchen Zyklus mitgeteilt. Hierher sind zu stellen:

Cicadomyces cicadarum Šulc 1910 (Taf. 7).

Von Šulc nur ungenügend charakterisiert. In sehr jungen Mycetomen polygonal bis länglich mit sehr großen runden färbbaren Einlagerungen. In älteren Larven lange Schläuche, denen Querwände fast ganz zu fehlen scheinen. Die färbbaren Kugeln wachsen und verlassen die Schläuche; sie haben auch die Fähigkeit, sich zu teilen. In Imagines wird ein Teil kurz und rund, wächst heran, vermehrt sich in dieser Form, in cystenartigen Verbänden, die nicht in Wirtszellen liegen und infiziert in ihr; bildet intracellular Sporen (?). Lebt nur in Mycetomen des disymbiontischen Tieres. (Was Šulc beschreibt, scheint nur der infizierenden Form anzugehören. Die großen stark färbbaren Kugeln erklärt er für Kerne; bildet Sproßverbände ab. Zum Teil sind die Formen vielleicht durch Zerzupfen deformiert.) Infektion bekannt. Durchmesser der Schläuche 2—3 μ.

Cicadomyces liberiae n. sp. (Taf. 9)

lebt in den peripheren Teilen des Mycetoms einer disymbiontischen Cicade aus Liberia. Macht einen ähnlichen Entwicklungskreis durch wie *Cicadomyces cicadarum.* Infektion durch ovale, rundliche, vielgestaltete Individuen, die sehr reich sind an jenen großen homogenen Kugeln, im Mycetom schlauchförmig auswachsend, jedoch nie so lang wie bei *Cicadomyces cicadarum.* Dabei dann auch die Kugeln hinter-

einander gereiht. Vor der Infektion Abrundung, Teilung in cystenartigen Verbänden, die durch das Plasma mehrkerniger Zellen zusammengehalten werden. Infektion bekannt. Die Individuen dabei 3—8 μ im Durchmesser.

Cicadomyces minnimus n. sp. (Taf. 9)

lebt mit *Cicadomyces liberiae* Buchner im gleichen Mycetom, indem er das Zentrum einnimmt; meist dünne nicht sehr lange Schläuche; metachromatische Massen fehlen ganz oder sind nur in Spuren vorhanden. Diese Schläuche verkürzen sich vor der Infektion, werden so rund oder oval, teilen sich dann wiederholt (Mitose beschrieben) und bilden cystenartige Verbände in einkernigen Zellen. Diese kleinen länglichen Körper infizieren und wachsen im embryonalen Mycetom wieder in Schläuche aus. Infektion bekannt. Die Individuen dabei 1,5—3 μ im Durchmesser; im Mycetom der Durchmesser der Schläuche ca. 1 μ.

Cicadomyces sp. (Taf. 8)

lebt im Mycetom einer japanischen disymbiontischen Cicade. Nur Endstadien des Zyklus bekannt, die große Ähnlichkeit mit denen von *Cicadomyces liberiae* haben. Nicht genügend zu charakterisieren. Infektion bekannt. Durchmesser hierbei etwa 8 μ.

Coccidomyces pierantonii Buchner 1911.

Während der Infektion stark färbbare runde Körper, aus denen im Mycetom Schläuche werden. Diese verkürzen sich später, werden dabei dicker. In geschlechtsreifen Tieren wieder runde Organismen, die sich jetzt quer teilen, wie alle vorstehenden Arten, jedoch im Gegensatz zu diesen eine Vacuole besitzen. Die starke Färbbarkeit, die den Infektionsstadien der übrigen hierhergehörigen Arten fehlt, tritt erst gleichzeitig mit dem Verlassen des Mycetoms auf. Lebt im Mycetom von *Icerya purchasi* (Cocciden). Auf künstlichen Böden auch Knospung, maximaler Durchmesser 5 μ (nach Pierantoni). Infektion bekannt.

Cicadomyces aphrophorae salicis Šulc 1910 (Taf. 11),

von Šulc benannt, aber nicht beschrieben. Da nach meinen Untersuchungen zwei Pilze in der *Aphrophora* leben, beziehe ich den Namen auf die Form, die im inneren Mycetom lebt; in jüngeren Larven schlanke Schläuche, in älteren dicker und mehr verkürzt;

in geschlechtsreifen Tieren kugelrund oder oval, sich querteilend; Mitose beschrieben. Dabei cystenartige Nester in dem Syncytium bildend; infiziert in dieser Form. Plasma ziemlich locker, mit gelegentlichen Vacuolen in den letzteren Zuständen. Infektion bekannt.

Cicadomyces rubricinctus n. sp. (Taf. 11)

lebt in einem zweiten Mycetom der *Aphrophora salicis*, das mit einem orangeroten Epithel überzogen ist. Recht ähnlich; der gleiche Wechsel von runden und schlauchförmigen Formen. Doch dichteres, stärker färbbares Plasma, und von etwas plumperer Form; mit einem viel deutlicheren, zentralen Korn (Kern?). Infektion bekannt.

Cicadomyces aphrophorae alni K. Šulc 1910

lebt in *Aphrophora alni*, nur benannt, nicht beschrieben; hat sicher einen begleitenden Pilz.

Cicadomyces ptyeli lineati Šulc 1910.

Unter diesem Namen beschrieb Šulc die beiden Formen, die in *Ptyelus lineatus* in getrennten Mycetomen leben. Nachdem meine Untersuchungen der Infektion die völlige Unabhängigkeit beider Formen erwies, kann die Bezeichnung nur noch für einen der beiden Symbionten erhalten bleiben. Ich reserviere ihn für die forma I, die in dem größeren Mycetom lebt, das karminrot gefärbt ist; kreisrund, bohnenförmig oder abgerundet polygonal. Grob vacuolisiertes Plasma; ziemlich große Vacuole; metachromatische Körper. Teils Sproßbildung, teils Querteilung; lange kettenförmige, oft nur durch feine Fäden verbundene Sproßverbände. Die Teilung geschieht durch einseitige keilartige Spalten, wobei die Individuen mit dem entgegengesetzten Teil noch lange zusammenhängen. Größe 6—10 μ. Die zyklische Veränderung von Šulc nicht erkannt.

Cicadomyces minor n. sp.

In dem kleineren Mycetom mit ockergelben Granula im Plasma bei *Ptyelus lineatus*. Nur 3 μ groß, Sprossung ebenso keilförmig. Die Tochterindividuen aber nie durch Fäden verbunden, sondern direkt sitzend. Vacuole. Metachromatin in viel kleineren Körnern als be- *Cicad. ptyeli lineati*. Die zyklische Veränderung von Šulc nicht erkannt.

Cicadomyces aphalarae calthae ŠULC 1910

lebt im Mycetom von *Aphalara calthae* (Psylliden). Ähnlich dem *Cicadomyces ptyeli lineati*. Doch mehr spindelförmig. Die metachromatischen Körner zahlreicher aber kleiner und über den ganzen Zellkörper zerstreut. 10 μ groß. ŠULC bezeichnet diese Form als forma I. Denn es kommt wieder eine forma II vor, die lediglich kleiner ist und wohl sicher auch eine eigene Species darstellt. Doch ist sie nicht genügend zu charakterisieren.

Cicadomyces dubius n. sp. (Taf. 5 Fig. 8)

lebt im zentralen Teil des Mycetoms einer Psyllide der Esche. Feine Schläuche, die außerordentlich dicht verfilzt sind, so daß sie Protoplasmawaben vortäuschen.

Cicadomyces sp. (Taf. 5).

Die übrigen von mir bei Psylliden beschriebenen Formen scheinen mir augenblicklich noch zu ähnlich, als daß man sie ohne genaueres Studium präzisieren kann. Das Vorhandensein länglich wurmförmiger Stadien und abgerundeter läßt vermuten, daß sie ähnliche Veränderungen durchlaufen wie die übrigen hier zusammengefaßten Pilze. Infektion überall in ihren Details unbekannt.

Saccharomyces pseudococci farinosi ŠULC 1910

lebt im Mycetom von *Pseudococcus farinosus* DE GEER, auf Schnitten rund oder bohnenförmig. Sproßverbände; deutlicher Kern, gehört vielleicht hierher, wie der andere mycetombewohnende Coccidenpilz, den PIERANTONI beschrieben hat.

In keine der drei Gruppen fügen sich recht ein, wenigstens soweit wir sie bis jetzt kennen:

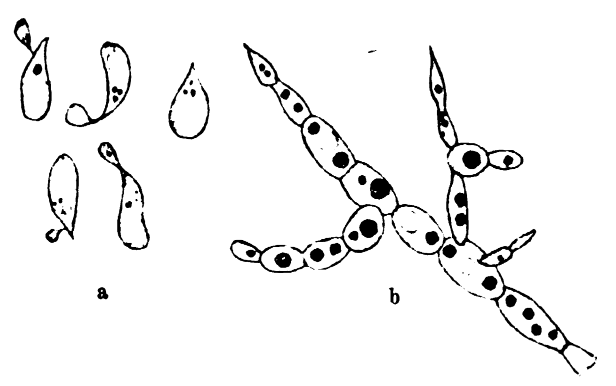
Saccharomyces anobii n. sp. (Textfig. 29),

der in den Darmzellen des *Anobium paniceum* lebt. Knospung teils endständig, teils etwas seitlich. Eine oder mehrere ziemlich große Vacuolen. Metachromatische Körner. In Kultur mycelbildend, mit tief eingeschnürten Einzelgliedern (nach ESCHERICH).[1]

[1]) Andere inzwischen untersuchte Anobien zeigen teils ein bedeutend gesteigertes symbiontisches Verhältnis, teils eine viel schwächere Infektion mit einem anderen Pilz. Es ist sehr wahrscheinlich, daß hier die Symbiose mit der Cellulosenahrung direkt zusammenhängt.

Coccidomyces dactylopii BUCHNER 1911

lebt im Mycetom des *Dactylopius citri*, bildet dort in den Wirtszellen cystenartige Bläschen, in denen eine große Anzahl sichelförmig gekrümmte Organismen liegen, die von einer hellen Membran umzogen sind. Die Infektion geschieht durch ebensolche Bläschen.



Textfigur 29. *Saccharomyces anobii* BUCHNER.
a) Aus dem Wirtstier, b) auf künstlichem Nährboden. (Nach ESCHERCH.)

Liste der genauer charakterisierten symbiontischen Organismen der Insekten.

Bacillus cuenoti MERC.
(*Saccharomyces apiculatus* var. *parasiticus* LINDNER).
Oospora saccardiana AM. BERLESE.
Kermincola kermesina ŠULC.
„ *physokermina* ŠULC.
Saccharomyces cicadarum ŠULC.
„ *macropsides lanionis* ŠULC.
„ *conomeli limbati* ŠULC.
Coccidomyes rosae BUCHNER.
Psyllidomyces tenuis BUCHNER.
Lecaniascus polymorphus MONIEZ.
Schizosaccharomyces aphidis ŠULC.
„ *drepanosiphi* BUCHNER.
„ *aphalarae calthae* ŠULC.
„ *psyllae försteri* ŠULC.
„ *chermetis strobilobii* ŠULC.
„ *šulcii* BUCHNER.
Aleurodomyces signoretii BUCHNER.

Cicadomyces cicadarum ŠULC.
„ *liberiae* BUCHNER.
„ *minnimus* BUCHNER.
Coccidomyces pierantonii BUCHNER.
Cicadomyces aphrophorae salicis ŠULC.
„ *rubricinctus* BUCHNER.
„ *aphrophorae alni* ŠULC.
„ *ptyeli lineati* ŠULC.
„ *minor* BUCHNER.
„ *aphalarae calthae* ŠULC.
„ *dubius* BUCHNER.
Saccharomyces pseudococci farinosi ŠULC.
„ *anobii* BUCHNER.
Coccidomyces dactylopii BUCHNER.

D. Beziehungen zu den übrigen Fällen von intracellularer Symbiose im Tierreich.

Wir haben bisher immer nur von intracellularen Symbionten bei Insekten gesprochen. Es bleibt uns noch übrig, eine Antwort auf die Frage zu geben, wo wir sonst im Tierreich etwas kennen von solchem Zusammenwohnen und ob es sich um Vergleichbares handelt.

Wir können sagen, daß sich vielleicht in allen Gruppen der Wirbellosen, die Mollusken ausgenommen, fremde Organismen in bestimmten Gegenden des Körpers, vom Darmlumen abgesehen, finden, die stets vorhanden sind, ohne das Tier zu schädigen, und die, soweit die hier dürftigen Angaben reichen, wie bei den Insekten, bereits auf das Ei übertragen werden. Es bestehen jedoch zwei große Unterschiede. Einmal handelt es sich in allen diesen Fällen um zweifellose Algen und ferner kommt es nie zu einer Konzentration in bestimmte Zellen oder gar kompliziertere Organe. Damit geht Hand in Hand, daß die Infektion eine diffusere ist, und sich offenbar im Ei nie streng umschriebene Algenbezirke finden. Es sind das alle jene als gelbe und grüne Zellen beschriebenen Organismen. Wenn ich ein paar Beispiele im folgenden anführe, so verzichte ich vollkommen auf eine Wiedergabe der gesamten recht zerstreuten Angaben.

Während bei Foraminiferen gelbe Zellen selten zu sein scheinen, sind sie bei Radiolarien bekanntlich außerordentlich häufig. Amöben, Flagellaten und Ciliaten kennen wir als Wirte von Algenzellen. Es folgen die Spongien mit einer großen Anzahl von Angaben. Hier sollen Chlorophyceen (Zoochlorellen), Cyanophyceen (*Oscillaria* u. a.), Florideen und Zooxanthellen vorkommen.[1]) Die Cölenteraten haben die Algen nur im Entoderm. Die Zoochlorellen der *Hydra* sind bekannt, weiter aber besitzen *Sarsia, Rhizostoma, Cassiopeia, Velella, Porpita* und wohl noch viele andere Zooxanthellen. Die der Anthozoen sind vor allem durch HERTWIG, BRANDT und GEDDES studiert worden. *Gorgonia, Anthea, Actinia, Adamsia, Cladocora* und viele sonst gehören hierher.

Für Ctenophoren kenne ich nur Angaben von CHUN (1880) und MOSELEY (1882), die *Euchlora* betreffen.

Ob die Deutung gewisser selbständiger Zellen bei Echinodermen (*Echinocardium, Holothuria, Paralcyonium*) als gelbe Zellen durch BRANDT in der Folge eine Bestätigung gefunden hat, weiß ich nicht anzugeben; das gleiche gilt für *Zoobothrium pellucidum* (Bryozoon).

Außer Zweifel stehen dagegen wieder die Symbionten der Turbellarien, gelbe und grüne Zellen, die sich bei mehreren Formen lediglich im Parenchym finden (*Convoluta*; von dieser wissen wir, daß verschiedene Arten auch verschiedene Algenspecies führen).

Auch *Eunice* soll nach BRANDT mit gelben Zellen gefunden werden (ob nur gelegentlich?). Vom Regenwurm endlich haben wir zu berichten, daß sich an zwei Stellen des Körpers Bildungen finden, für die die Bakteriennatur wahrscheinlich gemacht wurde.

Im Parenchym liegen gedrungene längliche Stäbchen, die CUÉNOT für solche zu halten geneigt ist, und MAZIARSKI (1905) meint, daß die Stäbchen, die die Ampulle im Nephridium auskleiden, echte Bakterien seien, Verhältnisse, die erst einer eingehenden Prüfung bedürfen.

Bekannt sind weiterhin die Zoochlorellen bei *Bonellia viridis*; zweifelhafter Natur dagegen sind die Angaben über *Idotea* (GEDDES) (Crustaceen). Was die Infektion anlangt, so sammeln sich bei *Hydra viridis* besonders viele Algen im Entoderm, soweit es unmittelbar an das wachsende Ei grenzt, und durchtreten ziemlich spät an allen Stellen die Stützmembran, um sich im Ei scheinbar wahllos zu ver-

[1]) Es gibt interessanterweise hier und bei *Velella* Angaben, daß zwei verschiedene Algen nebeneinander anzutreffen seien.

teilen. Ähnlich ist der Vorgang bei den weiblichen Medusen von *Millepora* beschrieben worden (MANGAN 1909).

Wir können nach dieser kursorischen Übersicht sicherlich sagen, daß die Verbreitung intracellulärer Symbionten von Algennatur eine sehr weitgehende ist. Über ihre Bedeutung kann kein Zweifel sein. Es ist allgemein anerkannt, daß die Zooxanthellen die tierische Kohlensäure verwenden und das Tier einen großen Teil seines Sauerstoffbedarfs an dem von den Algen ausgeschiedenen deckt. Weiterhin speichern die Algen Kohlehydrate, besonders Stärke, von denen sehr wahrscheinlich auch dem Tier ein Überschuß zukommt.

Diesem großen Erscheinungskomplex tritt nun ein zweiter ebenso geschlossener von anderer Bedeutung gegenüber; und erst durch das genauere Stadium der Insektensymbionten ist unsere Kenntnis von intrazellularen Symbionten einigermaßen vervollständigt worden. Auf beiden Gebieten ist noch viel zu tun, die Zoochlorellenfrage ist etwas unmodern geworden, nachdem sie in den 80er Jahren lebhaftes Interesse gefunden hatte. Vielleicht findet sie nun wieder neue Bearbeiter, die uns Aufklärung geben, wie die Algen auf ein bestimmtes Keimblatt allein festgelegt werden, ob die Infektion stets nur eine diffuse ist oder inwieweit auch hier komplizierte taktische Wechselbeziehungen bestehen. Mehr aber noch ist zu hoffen und zu wünschen, daß das Gebiet der Insektensymbiose ausgebaut wird. Hier muß vor allem die Hilfe der Bakteriologen, Botaniker und Physiologen angerufen werden. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß die morphologische Untersuchung keine Aufschlüsse mehr zu bringen hat. Das Studium der Infektion bei viviparen Cocciden, bei darmzellenbewohnenden Hefen, bei Psylliden, ferner die Entwicklungsgeschichte der Mycetome, besonders bei disymbiontischen Tieren, die Symbionten der Ameisen usw., das alles verspricht noch interessante Resultate, abgesehen davon, daß sicherlich mit den Angaben, die wir augenblicklich besitzen, die Verbreitungsgrenze der Erscheinung nicht abgesteckt ist.

Literaturverzeichnis.

BABOROVÀ, M. Z.: Fettkörper der Arthropoden (tschechisches, ungedrucktes Manuskript). Prag 1902 (nach ŠULC).

BALBIANI: Note sur la reproduction et embryogénie des Pucerons. in: CR. Acad. Sc. Paris vol. 62. 1866.

— Mémoire sur la génération des Aphides. in: Ann. Sc. nat., Zool. (5) vol. 11. 1869. (Art. 1.)

— ibid. vol. 14. 1870. (Art. 2 u. 9.)

— ibid. vol. 15. 1872. (Art. 1 u. 4.)

— Sur l'embryogénie de la Puce. in: CR. Acad. Sc. Paris vol. 81. 1875.

— Observations sur la reproduction de Phylloxera du Chéne. in: Ann. Sc. nat. Zool. (5) vol. 19. 1874.

— Remarques sur la note précedente. ibid. (5) vol. 7. 1867 (siehe CLAPARÈDE).

— Leçons sur les Sporozoaires. Paris 1884.

BERLESE, AM.: Le Cocciniglie italiane, viventi sugli agrumi. Parte I. 1. Dactylopius. in: Rivista Pathologia vegetale. Ann. 2. 1893.

— Sopra una nuova Mucedinea parassita del Ceroplastes Rusci. in: Redia vol. 3. 1905.

— Gli Insetti. Milano 1909.

BLOCHMANN, F.: Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. in: Ztschr. Biol. vol. 24. (N. F. vol. 6.) 1887.

— Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. in: Festschr. naturh.-med. Ver. Heidelberg. 1886 (vorl. Mitteil. hierzu in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg [N. F.] vol. 3. 1884).

— in: Biol. Ctrbl. vol. 6. 1886. (Autoreferat.)

— Über die Richtungskörper bei den Eiern der Insekten. in: Morphol. Jahrb. vol. 12. 1887 (enthält ersten Hinweis auf die Blattiden-Bakterien).

— Über das Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. in: Ctrbl. Bakteriol. vol. 11. 1892.

BRANDT, C.: Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. in: SB. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1881.

— Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 1. Artikel in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. 1882.
2. Artikel in: Mittheil. zool. Stat. Neapel vol. 4. 1883.

BRASS, A.: Zur Kenntnis der Eibildung und der ersten Entwicklungsstadien bei den viviparen Aphiden. Halle a. S. 1883 (auch in: Ztschr. Naturwissensch.).

BUCHNER, P.: Über intrazellulare Symbionten bei zuckersaugenden Insekten und ihre Vererbung. in: SB. Ges. Morph. Physiol. München 1911. Auch tschechisch in: Živa. Prag 1912.

BÜTSCHLI, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. 1876.

CLAPARÈDE: Note sur la reproduction des Pucerons. in: Ann. Sc. nat., Zool. (5) vol. 7. 1867.

Claus, L.: Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 14. 1864.

Conté, A. et L. Faucheron: Présence de levures dans le corps adipeux de divers Coccides. in: CR. Acad. Sc. Paris vol. 145. 1907.

Cuénot: Études physiologiques sur les Orthoptères. in: Arch. Biol. vol. 14. 1892.

Dobell, C. Cl.: Contributions to the Cytology of the Bacteria. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) vol. 56. 1911.

Dreyfus, L.: Zu S. Krassilstschiks Mitteilungen über die vergleichende Anatomie und Systematik der Phytophthires mit besonderer Bezugnahme auf die Phylloxera. in: Zool. Anz. Jg. 17. 1894.

Entz-Geza: Über die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere. in: Biol. Ctrbl. vol. 1. 1882.

Escherich, K.: Über das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers. in: Biol. Ctrbl. vol. 20. 1900.

Famintzin, A.: Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. I. II. III. in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7) vol. 36. 1889 und vol. 38. 1891.

Flögel, J. H. L.: Monographie der Johannisbeerenblattlaus. (Aphis ribis L.). in: Ztschr. wiss. Insektenbiol. N. F. vol. 1. 1905.

Forbes: Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera. in: Bull. Illinois State Lab. nat. Hist., Art. 1. v. IV. 1892.

Frenzel, J.: Einiges über den Mitteldarm der Insekten. in: Arch. mikrosk. Anat. vol. 26. 1886.

Geddes: Sur la Chlorophylle animale et la fonction des Planaires vertes. in: Arch. Zool. expér.

— Further researches on Animals containing Chlorophyll. in: Nature vol. 25. 1882.

Henneguy: Les Insectes. Paris 1904.

Heymons, R.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. in: Nova Acta Leop. Carol. Akad. vol. 74 Nr. 3. 1899.

— Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.

Huxley, On the agamic reproduction and morphology of Aphids. in: Trans. Linn. Soc. London. vol. 22. 1858.

Karawaiew, W.: Zur Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von Anobium paniceum. in: Biol. Ctrbl. vol. 19. 1899.

Königsberger und Zimmermann: in: Mededeel. uit Slands Plantentuin vol. 44. Batavia 1901.

Kohl, F. G., Die Hefepilze, ihre Organisation, Physiologie, Biologie und Systematik sowie ihre Bedeutung als Gärungsorganismen. Leipzig 1908.

Korschelt, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. in: Zool. Jahrb. vol. 4. Anat. 1891.

Krassilschtschik, M.: Sur les bactéries bioptytes. Note sur la symbiose des pucerons avec les bacteries. in: Ann. Inst. Pasteur vol. 3. 1889.

— Über eine neue Kategorie von Bacterien (Biophyten), die im Innern eines Organismus leben und ihm Nutzen bringen. in: 8. Kongreß russ. Naturf. Ärzte. Sitz. 16. Jan. 1890. (Bericht in: Biol. Ctrbl. Bd. 10. 1890.)

Krassiltschik, S.: Zur Anatomie der Phytopthires. in: Zool. Anz. Jg. 15. 1892.

— Zur Anatomie und Histologie der Phylloxera vastatrix. in: Horae Soc. entomol. Rossic. 1892.

Labbé: Sporozoa. in: Das Tierreich. Lief. 5. 1899.

LANCASTER: The mode of occurence of chlorophyll in Spongilla. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) vol. 14. 1874.

— Chlorophyll in turbellarian worms and other animals. ibid. vol. 19. 1879.

— On the chlorophyll corpuscles and amyloid-deposits of Spongilla and Hydra. ibid. vol. 22. 1882.

LEYDIG, F.: Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 4. 1850.

— Zur Anatomie von Coccus hesperidum. ibid. vol. 5. 1854.

LINDINGER, L.: Die Coccidenliteratur des Jahres 1907. in: Ztschr. wiss. Insektenbiol. 1908.

LINDNER, P.: Saccharomyces apiculatus parasiticus. in: Ctrbl. Bakteriol. Abt. 2 vol. 1. 1895.

— Das Vorkommen der parasitischen Apiculatus-Hefe in auf Epheu schmarotzenden Schildläusen und dessen mutmaßliche Bedeutung für die Vertilgung der Nonnenraupe. in: Wochenschr. Brauerei. 1907.

LUBBOCK: On the ova and pseudova of insects. 1859.

MARK, C.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Pflanzenläuse, insbesondere der Cocciden. in: Arch. mikrosk. Anat. vol. 13.

MANGAN, JOS.: The entry of Zooxanthellae into the ovum of Milleporum and some particulars concerning the Medusa. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) vol. 53. 1909.

MAZIARSKI, J.: Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des vers de terre. in: Poln. Arch. biol. med. Wiss. vol. 2. 1905.

MERCIER, L.: Les corps bactérioides de la Blatte (Periplaneta orientalis): Bacillus cuenoti (n. sp. L. MERCIER). in: CR. Soc. Biol. Paris. vol. 61. 1906.

— Recherches sur les bactérioides des Blattides. in: Arch. Protistenk. vol. 9. 1907.

— Cellules à Bacillus cuenoti dans la paroi des gaînes ovariques de la Blatte. in: CR. Soc. Biol. Paris. vol. 62. 1907.

METSCHNIKOFF, EL.: Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren. Vorl. Mitt. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 16. 1866.

— Embryologische Studien an Insekten. ibid. vol. 16. 1866.

— Über eine Sproßpilzkrankheit der Daphnien. Beitrag zur Lehre vom Kampf der Phagocyten gegen Krankheitserreger. in: Arch. pathol. Anat. Physiol. vol. 96. 1884.

MONIEZ, R.: Sur une champignon parasite du Lecanium Hesperidorum (Lecaniascus polymorphus nobis). in: Bull. Soc. zool. France. vol. 12. 1887.

MORDVILLKO, ALEX.: Zur Fauna und Anatomie der Familie der Aphididen (russisch). Warschau 1894/95.

NERESHEIMER, E.: Über das Eindringen von Lankesterella spec. in die Froschblutkörperchen. in: Arch. Protistenk. vol. 16. 1909.

PIERANTONI, UMB.: L'origine di alcuni organi d'Icerya purchasi e la simbiosi ereditaria. in: Bull. Soc. Natural. Napoli. vol. 23. 1909.

— Origine e struttura del corpo ovale del Dactylopius citri e del corpo verde dell' Aphis brassicae (2° nota sulla simbiosi ereditaria). ibid. vol. 24. 1910.

— Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. in: Zool. Anz. vol. 36. 1910.

— Osservazioni su Aphrophora spumaria. in: Boll. Soc. Natural. Napoli. vol. 24. 1910.

Pierantoni, Umb.: La simbiosi ereditaria e la biologia sessuale d'Icerya. in: Monit zool. Ital. anno 21. 1910.
— Sul corpo ovale del Dactylopius. in: Bull. Soc. Natural. Napoli. vol. 24. 1910.
Philiptschenko: Über den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe (Stylopyga orientalis.) (russisch). in: Revue Russe Entomol. 1907. Nr. 4 (Mai 1908).
Porta, A.: Ricerche sulla Aphrophora spumaria L. in: Rendic. Int. Lomb. Sc. Lett. vol. 33. 1900.
— La secrezione della spuma nella Aphrophora. in: Monit. zool. Ital. anno 12. 1901.
Putnam, J. D.: Biological and other notes on Coccidae. in: Proc. Davenport Acad. vol. 2. 1880.
Schneider, C. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
Signoret: Essai monographique sur les Aleurodes. in: Ann. Soc. entomol. France. (4) vol. 8. 1867.
Šulc, K.: Kermincola kermesina n. g. n. sp. und Physokermina n. sp., neue Mikroendosymbiontiker der Cocciden. in: SB. böhm. Ges. Wiss. Prag. 1906.
— „Pseudovitellus“ und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. ibid. 1910.
— Symbiotische Saccharomyceten der echten Cicaden (Cicadidae). ibid. 1910.
Vejdovsky: Bemerkungen zum Aufsatze des Herrn Dr. H. Šulc über Kermincola kermesina. ibid. 1906.
Will, L.: Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. in: Arb. zool. Inst. Würzburg. vol. 6.
— Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. in: Zool. Jahrb. vol. 3. Anat.
Witlaczil, E.: Zur Anatomie der Aphiden. in: Arb. zool. Inst. Wien vol. 4. 1882.
— Entwicklungsgeschichte der Aphiden. in: Ztschr. wiss. Zool. vol. 40. 1884.
— Die Anatomie der Psylliden. ibid. vol. 42. 1885.
Zick, K.: Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. ibid. vol. 98. 1911.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Mycetom und Infektion bei Aphiden (*Drepanosiphum*).

Fig. 1. Mycetocyte.
Fig. 2—5. Einzelheiten von Mycetocyten.
Fig. 6. Einzelheiten der Symbionten einer Aphide auf Salix.
Fig. 7. Ovarialröhre. Nährzelleinrichtung.
Fig. 8. Erste Infektion des Eies.
Fig. 9. Anschließendes Stadium früher Infektion.

Tafel 2.

Infektion des Wintereies der Aphiden (*Drepanosiphum*).

Fig. 1. Vor der Infektion. Der Nährstrang wird von dem unteren Ei ausgestoßen.
Fig. 2. Vor der Infektion. Der Nährstrang degeneriert.
Fig. 3. Beginn der Infektion an den Zipfeln des Eies.
Fig. 4. Die Infektion im Gang. Die Zipfel rücken zusammen.
Fig. 5. Die Infektion nahezu beendet.
Fig. 6. Die Infektion beendet.

Tafel 3.

Fettkörpersymbionten bei Cocciden und ihre Infektion.

Fig. 1—3. Fettzellensymbionten.
Fig. 4. Erste Infektion des Eies (Eindringen in den Follikel).
Fig. 5—7. Die Infektion des Eies selbst.
Fig. 8. Reifeteilung während der Infektion.

Tafel 4.

Die Symbionten der Aleurodiden.

Fig. 1. Larve mit (gelbem) Mycetom (wahrscheinlich eine andere Spezies als die übrigen Figuren).

Fig. 2 u. 3. Zwei Puppenstadien des Männchens. Das Mycetom wandert nach hinten und umhüllt den Hoden.

Fig. 4 u. 5. Zwei Puppenstadien des Weibchens. Das Mycetom wandert nach hinten und durchdringt das Ovar.
Fig. 6 u. 7. Mycetom und Hoden.
Fig. 8 u. 9. Mycetom und Ovar.
Fig. 10—13. Eine Mycetocyte und ihre Teilung.
Fig. 14—17. Mycetocyten mit deutlichen Grenzen der Pilze.
Fig. 18. Aus dem Mycetom getretene Pilze (Sproßverbände).

Tafel 5.

Psyllidensymbionten.

Fig. 1. Schnitt durch das Abdomen einer Psyllidenlarve der Weide. Mycetom.
Fig. 2. Detail von dem Mycetom.
Fig. 3. Randzelle mit Schläuchen.
Fig. 4. Ebendieses Mycetom.
Fig. 5—7. Symbionten im Fettkörper des gleichen Tieres.
Fig. 8. Randstück des Mycetoms einer Psyllidenlarve der Esche.
Fig. 9. Übersichtsbild über ein Stück des Mycetoms.
Fig. 10—12. Teilung einer Mycetocyte der Randschicht.

Tafel 6.

Cicadensymbionten (*Cicada orni*).

Fig. 1—3. Schnitte durch einzelne Bläschen des Mycetoms.
Fig. 4. Eine Fettzelle voll von Symbionten.
Fig. 5. Invasion einer Fettzelle.
Fig. 6. Fettzelle und Symbionten nach Best gefärbt.

Tafel 7.

Mycetom und Infektion der *Cicada orni*.

Fig. 1. Pilze in einem sehr jungen Mycetom.
Fig. 2 u. 3. Schlauchform der Pilze.
Fig. 4 u. 5. Aus der dichten Zone des Mycetoms.
Fig. 6. Beginnende Isolierung und Abrundung der Pilze.
Fig. 7. Der Prozeß schreitet fort.
Fig. 8. Cystenbildung der Pilze.
Fig. 9. Infektion des Follikels und des darunter liegenden Hohlraumes.
Fig. 10. Infektion des Eies nahezu vollendet. 2 Pilzarten.
Fig. 11. Pilze, wie sie infizieren.
Fig. 12—14. Mycetomepithel junger Larven.
Fig. 15. Mycetomepithel einer alten Larve.
Fig. 16. Mycetomepithel einer Imago.

Tafel 8.

Symbionten einer japanischen Cicade.

Fig. 1. Randstück des Mycetoms eines geschlechtsreifen Tieres.
Fig. 2. Fettkörper mit zweitem Symbionten.

Fig. 3—5. Knospung und Sproßverbände.
Fig. 6—8. Teilung.
Fig. 9. Promitose in einem Pilz des Mycetoms.
Fig. 10—12. Drei Stadien der Infektion des Follikels und des Eies.

Tafel 9.

Mycetom einer afrikanischen Cicade.

Fig. 1. Schnitt durch das Mycetom.
Fig. 2. Randstück des Mycetoms.
Fig. 3. Tracheencapillare am Rande des Mycetoms.
Fig. 4 u. 5. Epithel des Mycetoms.
Fig. 6—11. Schicksale der innen lebenden Pilzform.
Fig. 6 u. 7. Feine Schläuche.
Fig. 8. Isolierung, Abrundung, Wachstum derselben.
Fig. 9. Bildung von Zellgrenzen um die Pilze.
Fig. 10 u. 11. Vermehrung in diesen Zellen.
Fig. 11. Zerreißen der Zelle.
Fig. 12—17. Die Pilze der Randzone.
Fig. 12 u. 13. Schlauchform.
Fig. 14. Abrundung, Wachstum.
Fig. 15—17. Entstehen von Zellgrenzen, Vermehrung.
Fig. 18. Teilung des Kernes der hinteren Form während der Infektion.

Tafel 10.

Infektion des Eies der afrikanischen Cicade.

Fig. 1. Hinterende des Eies vor der Infektion.
Fig. 2. Follikel infiziert von 2 Formen.
Fig. 3. Die Follikelzellen platzen. Beginn der Infektion des Eies.
Fig. 4. Die Infektion nahezu vollendet.
Fig. 5. Die Pilzkörper im hinteren Abschnitt des fertigen Eies.

Tafel 11.

Mycetom und Infektion bei der Schaumcicade.

Fig. 1. Junge Larve mit rotem durchschimmerndem Mycetom.
Fig. 2. Schnitt durch das untere Viertel des Abdomens einer solchen Larve. Zwei Mycetome und Gonade.
Fig. 3. Schnitt durch die beiden Mycetome eines geschlechtsreifen Tieres.
Fig. 4. Randmycetomzelle einer Larve (Schläuche).
Fig. 5. Randmycetomzelle einer Imago (Kugeln).
Fig. 6. Mycetocyte des inneren Mycetoms von einer Larve (Schläuche).
Fig. 7. Mycetocyte des inneren Mycetoms von einer Imago (Schläuche).
Fig. 8 u. 9. Stück einer Mycetocyte des inneren Mycetoms einer Imago. Kugeln.
Fig. 10. Infektion des Follikels mit beiden Sorten.
Fig. 11. Ein ganzes reifes Ei mit dem runden Pilzkörper.

Tafel 12.

Blattidensymbionten.

Fig. 1. Schnitt durch eine junge Eiröhre von *Periplaneta.* Erste Wanderung der Bakterien an die Eioberfläche.

Fig. 2. Größeres Ei. Die Oberfläche bedeckt mit Bakterien.

Fig. 3. Noch älteres Ei, am oberen Ende.

Fig. 4. Dasselbe Ei; an der Seite.

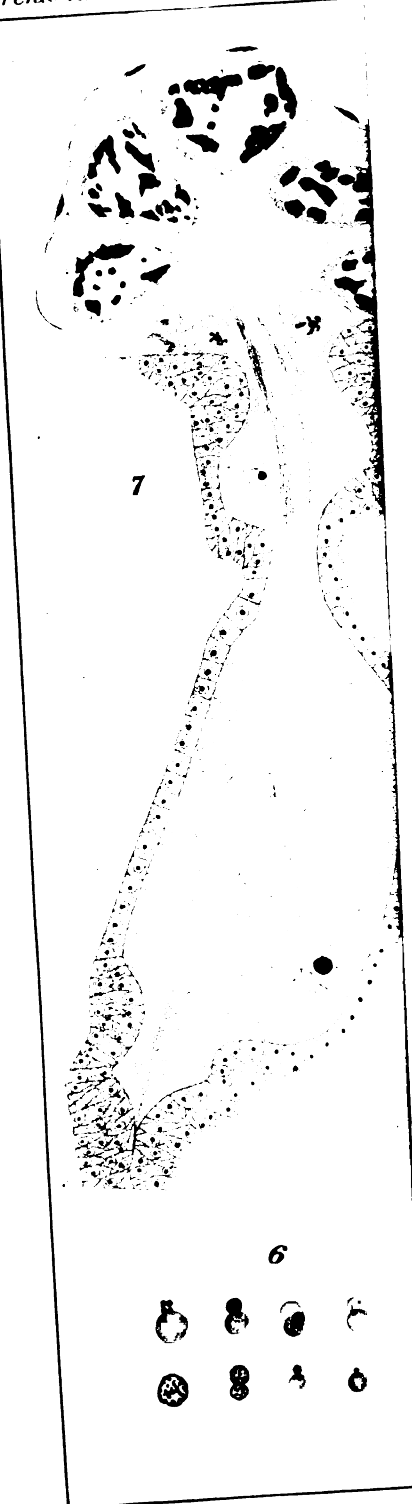
Fig. 5. Flächenbild des Follikels.

Fig. 6. Oberfläche eines eben gelegten Eies mit Bakterien im Dotter (nach Blochmann).

Fig. 7. Keimstreif der *Periplaneta.* Hinten die Bakterienansammlung (nach Heymons).

Fig. 8. Keimstreif von *Ectobia livida* nach Extremitätenanlage (nach Heymons).

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen *Periplaneta*-Embryo. Im Dotter die Bakterien (nach Heymons).



Buchner.

Researches on the Spirochaets and related Organisms.

By

Clifford Dobell,

Fellow of Trinity College, Cambridge; Lecturer at the Imperial College of Science, London, S. W.

(With plates 13—17 and 3 text-figs.)

Contents.

"Fateri iterum oportet, ea quae ope microscopiorum nostrorum, atque industria nostra deteximus, non esse nisi umbram earum rerum quae adhuc in occulto latent, non solum in exiguis ejusmodi animalculis, sed et in majoribus animalibus, ac plantis. Speramus ergo naturae indagatores omnem in posterum in id impensuros operam, ut ea, quae adhuc in ejus sinu occulta latent, ulterius in propatulo ponant, atque ita in hominibus, veritatis lumine illustratis, antiquorum errorum ingenerent fastidium, quod omnium veritatem amantium studium esse decet."

Leeuwenhoek, 1696 (Arc. Nat., Epist 99).

Introduction.

I have endeavoured in the following memoir to set forth, as briefly and as coherently as possible, the results of certain researches upon which I have been engaged intermittently during the last few years. The aim of these researches may be very shortly stated: To acquire knowledge of that peculiar group of the Protista commonly called "the Spirochaets", in order to solve the problem of their systematic position.

As everybody knows, the Spirochaets have recently become the centre of many different interests. In the last decade, they have grown from a few obscure and negligible forms into a great group of immense interest and importance: from being the diversion of the curious microscopist, they have become a fetish to the zoologist, protistologist and pathologist.

To most people, the Spirochaets are chiefly of interest on account of their connexion with divers diseases. They came into prominence in this respect especially through Schaudinn's famous discovery of *Treponema pallidum* and its aetiological significance in syphilis. But apart from this quite special interest, the Spirochaets have acquired a wider biological importance — in connexion with their development and their affinities to other Protista. And this also has been directly due to Schaudinn — though it arose, not from his researches on syphilis, but from his work on the development of Trypanosomes.

After Schaudinn, hundreds of workers rushed into the new field of investigation which he had thrown open: and I believe it

is not unfair to say that these workers, though very greatly indebted to SCHAUDINN, were almost equally indebted to GIEMSA's modification of the old ROMANOWSKI stain. SCHAUDINN supplied the ideas, GIEMSA the means, for an enormous amount of research upon the Spirochaets. Consequently, most of what is now known — or rather, accepted — concerning the structure, life-cycles, and systematic position of the Spirochaets, may be traced either to SCHAUDINN or to GIEMSA's stain.

Now although the scientific importance of these two influences can hardly be too highly rated — because of the way in which they have stimulated research — nevertheless I believe it is true that most of SCHAUDINN's views concerning the Spirochaets are fundamentally wrong, and that GIEMSA's stain has proved a snare to the unwary worker. But it is with the last that the fault lies.

I believe nobody competent to judge of the matter would deny that the existing confusion in the literature on the Spirochaets is due almost entirely to the fact that these organisms have been largely studied by people who are not qualified for the task. Compared with the study of the smallest Protista, the ordinary cytological study of the multicellular animals and plants is an almost childishly simple matter. And yet the Spirochaets have been gaily attacked by a vast number of workers whose knowledge of protistology and of microscopic and cytological technique is — to say the least of it — extremely limited. The day will soon come, however, when it will be no longer possible for a man to enter the fray armed only with a bottle of GIEMSA's stain and an earnest desire to emulate SCHAUDINN.

These are hard sayings, but they are none the less true: and I have had to say them in order to justify the following presentation of my own researches. In the course of several years, by constant and repeated study of a number of different Spirochaets and similar forms, I have amassed a large amount of what I believe to be real knowledge of these organisms. Yet now that the time has come when it is possible to publish my results — incomplete though they are in many ways — I am faced with a formidable enemy in the shape of the work of others. To analyse, discuss, correlate, contradict or confirm the results of all previous workers, would be a task requiring years of labour and the writing of many volumes — a task which I have no desire to undertake, as I think it would be of little worth. A few accurate observations on the organisms themselves are of much greater value than prolonged literary labours, which cannot in any case lead to satisfactory results. I therefore

ask those who may read the following pages to remember that my object now is, primarily, to record my own researches and to draw my own conclusions from them. And to that end, I have considered only those researches of others which appear to me of particular interest on account of their bearing on my own work. I regret that I have been forced to omit even referring to much work that has been done upon the Spirochaets: and I regret also that I have been forced to deal somewhat cavalierly with many of the works which I have brought under discussion. But this treatment has enabled me, I think, to draw a coherent and comprehensible picture of my own results.

I must point out here that my work has been done entirely from one point of view. I believe that the only way to solve the Spirochaet problem is to make a comparative study of the morphology and life-cycles of all the different forms of Spirochaets — both parasitic and free-living: and then to make a similar study of the more important forms in all the groups to which they may be possibly related. In the present case, this means — first, to study all the genera of Spirochaet-like organisms as fully as possible; secondly, to study from the same standpoint the flagellate Protozoa, the Bacteria, and the Cyanophyceae. It is not possible to reach definite conclusions by any other and quicker method. A great deal of the existing confusion is due to failure to understand this — is due, in other words, to insufficient knowledge and too hasty generalization. All workers appear to have thought it sufficient to study only one or other of these groups, and their conclusions are consequently wrong, premature, or unjustified. It is, indeed, pointless for anybody to assert that the Spirochaets are Bacteria or Cyanophyceae or Protozoa, unless he has studied all three groups and obtained definite knowledge of them. And yet the literature on the Spirochaets is full of such statements.

My own views regarding the affinities of the Spirochaets may be here briefly stated in advance. I believe that I have now been able to prove — so far as such a matter can be proved — that the Spirochaets must be placed among the Bacteria. I have reached this conclusion only through long study of the cytology and development of the Spirochaets themselves, of the flagellate Protozoa, of the Bacteria, and of the Cyanophyceae. My researches on the flagellate Protozoa and the Bacteria have been published in part already: a small part of my work on the Spirochaets has also appeared. My researches on the Cyanophyceae I hope to be able to publish before long.

Some of the forms described in the following pages are Spirochaets, others are Bacteria (as usually understood), others Cyanophyceae. But they are all forms which seem to me of importance in connexion with the Spirochaet problem. Some of them are new, others are known forms redescribed. As my researches have been spread over several years — owing to the wide range of the undertaking, to the difficulty of obtaining suitable material, and to other work — some of my results have been partially anticipated by others. For example, I had already discovered and studied a free-living *Treponema* and the remarkable free-living spirochaet *Saprospira*, before two other workers (Doflein and Gross respectively) published independent accounts of similar forms. And yet I think no justification is needed for recording all my more important results in detail, since no other worker — so far as I am aware — has studied all the organisms which I have studied.

I would here emphasize a point which should never be forgotten by those who desire to obtain a knowledge of the Spirochaets — or, in fact, of any Protista. It is that the only sure road to success is by mastery of the craft of the microscope. The investigator who would study the smallest organisms must labour long and ardently at the microscope — he must practise patiently and continuously if he is to accomplish anything of value. And practice alone is not all — he must possess a special aptitude for such work, which no amount of mere practice can produce. It is as difficult to use the microscope as it is to play the piano, and to do either properly requires the same combination of inborn talent and acquired dexterity. Great microscopists are no commoner than great pianists, though this is rarely remembered.

The results given in the present paper represent only that part of my work of which I feel that I can write with some confidence. Many doubtful and fragmentary observations have been omitted. This is because I think that a few definite facts are of much greater interest than many guesses or hypotheses. Many problems connected with the smallest Spirochaets are at present, I believe, impossible of solution; they can be only approximately decided by analogy with larger forms. For this reason, I attach the greatest importance to the results reached in the investigation of the largest Spirochaets. I have always, therefore, endeavoured to study these — though even they are, of course, extremely small when compared with many other protists.

As already pointed out, I have made no attempt to deal with

all the literature on the subject: nor have I attempted to deal with the Spirochaets from a medical point of view. I must leave this to those who are more competent to treat them from this aspect.

In an earlier paper (Dobell, 1911 a), I pointed out that there was not sufficient evidence to justify us in classifying the Spirochaets in any of the recognized groups of organisms. And I urged that they should be regarded as constituting a group of the Protista which stood apart from the others, though they showed certain resemblances to the Bacteria. I should like to point out here that I no longer hold this view — because further work has placed many matters in a new light. Although my earlier paper was not published until the beginning of this year, it was really a record of observations made and conclusions drawn some two years ago. Publication of this work was delayed by several circumstances, which need not be specified. As a result of my subsequent work, I now regard it as certain that the Spirochaets must be classified among the Bacteria.

Technique.

The material which I have studied has been derived from many different sources. It consists in part of parasitic organisms inhabiting various animals, in part of free-living forms from fresh or salt water. I shall describe the source of the material more particularly in the case of each organism as I come to consider it in detail in the ensuing descriptive section. My aim here is to give a general account of the chief methods which I have employed throughout my researches.

Much of the work here recorded has been done in conjunction with my work on the cytology of the Bacteria and Cyanophyceae and in the account which I have given of the former (see Dobell, 1911 the reader will find a description of some of the methods which I have used. Yet there is a good deal to be added to that description in the case of the Spirochaets and their allies.

As in the case of the Bacteria, I have made no attempts to obtain any of the Spirochaets in pure culture in artificial media. For I believe that it is of the greatest importance to study these organisms in their natural environment. Cultures may, no doubt, furnish us with much information on certain points; but a study of normal

individuals should come first, and is the only sure way of discovering the structure and development of bacteria and similar organisms.

In all cases, I have — as always — attached the greatest importance to observations made upon living organisms. Yet these are by no means completely adequate for the investigation of such small beings as the Spirochaets. To study the morphology and life-histories of such forms it is absolutely necessary to rely to a considerable extent upon the results of fixation and staining. The study of the living organism must always be checked by the study of fixed and stained preparations, and conversely. Either method alone may lead to error. This is so obviously true to anybody who really desires to acquaint himself with the forms and lives of any Protista, that it is nothing less than amazing that it should be ignored by so many workers in this field.

Observations on living Spirochaets are greatly facilitated by the use of a good dark-ground illuminator. Although these illuminators have been in use for some time, I did not employ them until comparatively late in my researches. But I was thus able, in many cases, to confirm many observations which had been made previously with much difficulty by the ordinary method. In the case of the *Treponemata* from the human mouth, for example, I have been able to confirm with the greatest ease my earlier observations on transverse division — observations which by ordinary transmitted light had only been made with certainty after the expenditure of a great deal of time and trouble. The dark-ground illuminators which I have used are SIEDENTOPF's (ZEISS) and IGNATOWSKY's (LEITZ) — especially the latter, which I much prefer. All the more important observations recorded in the following pages have been made with the aid of ZEISS's 2 mm oil-immersion apochromatic objective (apert. 1,40) and 2,5 mm water-immersion apochromatic (apert. 1,25), with compensating oculars 2, 6, 8, 12 and 18.

Permanent preparations have been made in a variety of ways. It is hardly necessary to emphasize once more the importance of w e t methods of fixation. Dried preparations may, and sometimes do, furnish valuable information: but they are never of much real value unless controlled by preparations made by a good wet method. To the cytologist this is too obvious for comment, but to many medical men and others who have worked on Spirochaets and Bacteria it is apparently unknown, or not fully appreciated. Drying frequently gives rise in Bacteria to what ALFRED FISCHER has called "Präparationsplasmolyse", and consequently is a frequent source of error.

This phenomenon of preparation plasmolysis is particularly well seen in many Spirochaets, and I have therefore had to take it into account in dealing with almost all the organisms which are described in this paper. In connexion with this, I have freqnently had to study the plasmolytic effects of concentrated salt solutions. These will all be described later.

In making wet film preparations, different methods have naturally been employed in the case of different organisms. Most of the parasitic Spirochaets (*Cristispira*, *Treponema*) can as a rule be easily fixed in wet films, as the medium in which they occur is generally suitable for this. For example, *Cristispirae* can be easily fixed in wet smear preparations of the crystalline style of a lamellibranch. It will not be necessary to redescribe the ordinary ways of making wet film preparations in such cases.

When minute organisms like spirochaets occur in fresh or salt water, different means must be adopted to obtain wet film preparations of them. I have adopted two chief methods for this purpose — which may be called the wet surface-film method and the wet bottom-film method. In the former, coverglasses are floated on the surface of the water in the culture dish containing the organisms: in the latter, they are laid on the bottom of the dish. The coverglasses — which should be carefully cleaned beforehand — are left in position for a varying time. They are then removed carefully, the excess of water is drained off, and the film of adherent bacteria and other organisms is fixed in the usual way without being allowed to dry. With a little practice, excellent preparations can be made in this manner.

The fixatives which I have used have been very many. But I have chiefly used the following, as they fix well not only nuclear and cytoplasmic structures but also metachromatic granules and other inclusions: Bouin's picro-formol-acetic fluid, Schaudinn's sublimate-alcohol, Flemming's chrom-osmium-acetic fluid (strong), Hermann's platin-osmium-acetic fluid, osmium tetroxide 1 %, formol (40 % formaldehyde), formol-sublimate (Brause). All these give excellent results, and I have arranged them in the order of my preference. I have frequently used also corrosive sublimate alone (sat. sol. aq.), sublimate + 5 % acetic acid, picro-acetic solution (3 : 1), acetic alcohol (1 : 4), absolute alcohol, Tellyesniczky's fluid, and some other fixatives.

Of stains also, I have used a large number. The most useful have been Heidenhain's iron-haematoxylin, methylene blue, Dela-

field's haematoxylin, Grenacher's borax carmine, Mayer's haemalum, Giemsa's stain, safranin, gentian violet, Schneider's acetocarmine, methyl green, thionin, polychrome methylene blue, Weigert's iron-haematoxylin, etc. These have been used alone, or in some cases with the counterstains Bordeaux red, light green, eosin, orange G. etc. For special purposes I have used the following for intravital or intramortal staining (without fixation): neutral red, methylene blue, thionin, Wasserblau, Bismarckbraun. I have also made use — for special purposes — of Löffler's flagellar stain.

The drop method of fixation which I have used so frequently for studying bacteria (see Dobell, 1911) I have found to be unsuitable for the larger spirochaets. For small forms of *Treponema* however, it gives very good results. It is best followed by Giemsa or Heidenhain staining.

It is necessary to add a few remarks upon the old method of Giemsa staining, since by far the greater part of the work which has been published upon the Spirochaets has resulted from the use of this method. The usual procedure has been thus: Smears containing the spirochaets are allowed to dry, then fixed in absolute alcohol, stained with Giemsa's stain, washed, again dried, and examined in cedar oil. Three sources of error are introduced by this method; namely, (1) drying, (2) the use of alcohol as a fixative, (3) the stain itself. The effects of drying have been noted already: no modern cytologist would trust any method which involved drying before fixation. Moreover, every cytologist knows that alcohol, used alone, is a most unreliable fixing agent. It may give rise to shrinkage, plasmolysis, and other undesirable results.

The third source of error — that which lies with the stain itself — has rarely been sufficiently considered. Indeed, I am acquainted with only one paper in which Giemsa's stain has been critically considered from a cytological standpoint. I refer to Minchin's (1909) valuable study of the structure of *Trypanosoma lewisi*. I agree with almost everything he says, and I also have had considerable personal experience of Giemsa's and other modifications of Romanowski's method.

The chemical and physical properties of a double stain like Romanowski's seem to be but imperfectly known. But it is necessary for every cytologist to know more or less what he is doing, and as I know of no account of how the Romanowski stain acts, I propose to make a few remarks on the subject here. My inter-

pretation of the staining phenomena exhibited by this stain may be quite incorrect, but it is the only interpretation which seems to me to accord with the various results which I have obtained. If anybody will correct me and give an accurate account of the mode of action of the Romanowski stain upon fixed protoplasm, I shall have only thanks to offer him.

It seems to me probable that Giemsa's stain, when diluted with water and ready for use, contains at least three different staining substances — namely, azure eosinate, uncombined azure, and uncombined eosin. All three substances take part in staining, according to the relative proportions in which they are present — this depending chiefly I believe on the degree of dilution with water. The uncombined azure and eosin behave, I believe, as simple dyes — exactly as they do when used independently. The azure eosinate, however, stains by impregnation — depositing minute granules of its substance in and upon the structures which it colours. That is why the nuclei in Giemsa preparations are always larger than in life. Many bacteria and other protists stained by this method can be seen to possess a red nuclus, blue cytoplasm, and a pink pellicle. The cytoplasm and pellicle are dyed respectively, I think, by the uncombined azure and eosin: the nucleus, on the other hand, is coloured by the deposition of azure eosinate in and upon it. The only way to obtain life-like results after staining in this manner is by very careful differentiation subsequently — with alcohol, orange tannin, etc. After differentiation, the azure and eosin are more or less washed out, and the azure eosinate granules are dissolved until the nucleus recovers its original size. With proper differentiation, I believe very good preparations may be obtained in this way. (By "good" meaning, of course, having a structure like that of the living organism.)

Fortunately, it is no longer necessary to point out that the Romanowski stain is not a specific stain for "chromatin" or "nuclei". It colours many different structures red or pink — some of them probably with eosin, others by impregnation with azure eosinate. The old dried alcohol-Giemsa preparations are of use for diagnosis, and when no other method is at hand, but from a cytological point of view they can only be regarded as relics of barbarism.

I have frequently made very good preparations by using Giemsa's stain on wet films fixed by Bouin's fluid. If the preparations are well differentiated after staining, dehydrated in acetone and mounted without drying, they are, I think, both beautiful and

trustworthy. Very good results can also be obtained in a similar way after fixation with osmium tetroxide or formol.

The stain which I have used most frequently for wet films, and that which has proved most useful, is HEIDENHAIN's iron-haematoxylin. But I may point out once again that this stain may very easily be a source of error, for its effects depend very largely upon the way in which it is employed. According to the extent to which the stain is extracted with iron alum, a series of different pictures can be produced. Not only the size, but also the form of a small organism may be appreciably modified by this method. These effects are less noticeable in the case of larger organisms, but when one is dealing with very minute forms they are by no means negligible.

One other point I would emphasize again here — the supreme importance of continued practice with the microscope. The errors of observation are so great, and the undertaking itself is a matter of such great technical difficulty, that intelligent and constant and patiently repeated use of the microscope is the only means whereby any real knowledge of the Spirochaets and their allies can be acquired.

Descriptive.

Now that I have briefly described my technique, I can proceed to describe the results of my researches. These are given in the pages which immediately follow.

A great part of my description concerns new forms, but a part also is concerned with redescription of forms already known. As I have studied all of these forms from my own point of view, and quite independently of any other workers, I have endeavoured to record my observations in a similar manner. In many cases, however, it has been impossible to avoid discussing or referring to other work, and I have therefore removed all such discussions and references from the text itself and placed them in footnotes. In this way I have been able to some extent to keep my own work independent, so that by omitting the footnotes, the reader may read what I have to say for myself. The footnotes are chiefly for the purpose of removing matter which would otherwise have to be incorporated in the subsequent analytic section, where it would not

only be out of place but would also encumber the analysis with a mass of unessential detail.

A. *Spirochaeta.*[1])

I have made repeated attempts to obtain *Spirochaeta plicatilis* Ehrbg., but have been repeatedly unsuccessful. I have examined water from many small ponds and from the River at Cambridge intermittently for more than five years, but have encountered *S. plicatilis* only once, and then in such small numbers that I did not succeed in obtaining any permanent preparations. Others appear to have been more fortunate, for a number of different workers in a number of different places appear to have been able to obtain this form. I therefore attribute my inability to study this spirochaet to ill luck only. Nevertheless, my search for *S. plicatilis* has not been altogether useless, for it rewarded me with two new similar species, which I will now describe. Both of these organism are smaller than the type species.

1. *Spirochaeta fulgurans* n. sp.

I found this organism living among *Oscillatoriae* collected in the River Granta at Cambridge. It has been taken in two widely separated parts of the river.

It is very similar to *S. plicatilis*, but smaller. The living organisms (figs. 21—26, Pl. 13) are usually in the form of very long, fairly regular and close spirals. They are flexible to a most remarkable extent, and move with a lightning-like rapidity. They display no antero-posterior polarity, but dart about in the direction of the long axis of the body with simultaneous bending, twisting and coiling movements. Different parts of the spiral frequently move independently in quite different ways. At no two moments does the organism occupy the same position — in a normal environment being never at rest. The movements are so quick and varied that they almost defy description. At one moment the organism may appear in such a position as is shown in fig. 21: the next moment it may appear like fig. 23, 25 or 26. Rotation round the axis of the spiral appears to me to take place only to a very slight

---

[1]) Ehrenberg (1832). It appears to be necessary once again to point out that this is the correct spelling of this name — not *Spirochaete*, as Cohn and others have written it.

extent. Certainly nothing like the corkscrew movement of a form like *Treponema dentium* can be observed.

Different organisms may have very different lengths. The longest individual which I have ever found was more than 200μ in length (stained specimen). But this is very unusual. As a rule, the individuals of this species are not much more than 50μ—as nearly as I can judge. The shortest individuals, however, are not more than 3μ to 4μ long. The body is, I believe, cylindrical — not ribbon-like. Its diameter is about $0{,}25\mu$—$0{,}3\mu$. The diameter of the spiral itself is about $0{,}8\mu-0{,}9\mu$. The distance from the apex of one turn to that of the next is about the same — in a regular part of the spiral. Very frequently, the whole spiral is thrown into a secondary spiral, or succession of regular waves (fig. 26). The general form and movements are, as far as my observations go, very like those of a *Spirochaeta plicatilis* on a smaller scale, though the movements are rather more rapid.

The organisms are very active and undergo rapid multiplication in water containing a small amount of H_2S. I discovered this by accident — by accidentally introducing them into a culture of *Beggiatoa* and other sulphur bacteria. I have kept cultures of this sort in the laboratory for more than three weeks, but after this they began to die. I have made no further attempts at culturing them, and under ordinary conditions they generally disappear very soon from the water in which they have been captured.

The ends of the organism are rounded, and no flagella can be demonstrated. There is also no crista or "undulating membrane" visible in living or fixed and stained individuals.

S. fulgurans seems to me to be colourless. When alive, it appears to possess a faint greenish shimmer, similar to that shewn by many bacteria and other highly refringent microorganisms. I believe no colouring matter (phycocyanin or other chromophyll) is present. But I think it would be exceedingly difficult, if not impossible, to recognize phycocyanin, even if it were present, in an organism of such minute size. There is certainly no pronounced colour visible in the living spirochaets.

Concerning the internal structure, I can also say but little, and for a like reason. In spite of much careful examination of a large number of living and variously fixed and stained individuals, I have not been able to distinguish any definite structure in these very slender forms. They are not difficult to stain — in fact they take up almost all the stains which I have tried. They may be especially

well stained, however, with iron-haematoxylin or GIEMSA's stain: but the most careful differentiation does not reveal any structures of importance. They stain black with HEIDENHAIN, red with GIEMSA — in varying shades according to the intensity of the stain. (See figs. 92 [Pl. 15] and 128, 129 [Pl. 16].) After fixation — as will be seen from the figures — the spiral appears looser and more irregular than in life. No metachromatic or other granules can be demonstrated. [1])

Multiplication takes place in *S. fulgurans* by means of multiple transverse division. [2]) It is exceedingly difficult to observe in the living organism, as it remains actively motile during the whole process. A long individual occasionally shows slight regular breaks throughout its whole length, so that it appears to be constituted of a chain of closely connected individuals. In this condition, however, it displays, as a whole, the same sort of movements as any ordinary organism. Suddenly, the whole chain then appears to break apart — the field of the microscope being filled with short and very active *Treponema*-like forms. The actual division I have never been able to observe. It takes place so quickly that it is almost impossible to follow. At one moment a long, apparently segmented organism is flashing about in the field of the microscope: at the next, the field is filled with its wriggling progeny.

Stained specimens of these segmenting organisms are shown in figs. 93 and 94 (Pl. 15). The spiral appears to be thinned out and stretched between the individuals composing the chain. I believe these thin connecting pieces degenerate, but it is not possible to be absolutely certain of this, as they are of such exceeding slenderness. Fig. 94 appears larger than fig. 93 because it is from a dried GIEMSA preparation — the individual shown in fig. 93 having been fixed in a wet film before staining.

The daughter individuals formed from a long individual in this manner measure from 3 μ to about 6 μ in length — in wet film preparations fixed in BOUIN's fluid, sublimate mixtures, or FLEMMING's

---

[1]) The internal structure of *S. plicatilis* has been variously described by different observers. The most recent account is that given by ZUELZER (1910), which differs considerably from that given by SCHAUDINN (1905, 1907). I shall have to consider these later. The account of the "nuclear" arrangements of *daxensis* given by CANTACUZÈNE (1910) is unfortunately too brief and deficient to be accepted without further evidence.

[2]) A similar method of multiplication is described in *Spirochaeta plicatilis* (EHRENBERG, SCHAUDINN, ZUELZER, etc.).



fluid. They bear a striking resemblance to many small treponemes — for which they might easily be mistaken were their origin not known.

Spirochaeta fulgurans, then, so far as I have been able to make out, is like a very small copy of *S. plicatilis*. It multiplies by multiple transverse division in a similar manner. Its internal structure is possibly similar, but its size is so small that direct observation of this is not possible.

2. *Spirochaeta minima* n. sp.

Under this name I shall describe another and still smaller species of *Spirochaeta* which occurs — like the last — in fresh water. Its movements, method of reproduction, and habitat are similar to those of *S. fulgurans*, from which it differs only in its smaller size.

This organism is one of the most difficult forms to investigate which I have ever discovered. Its movements are extremely rapid, and can only be followed with the greatest difficulty. When alive, it is colourless and almost invisible under the highest powers of the microscope. Unfortunately, I did not possess a dark-ground illuminator at the time when I made my observations. I do not doubt that with this apparatus the observations could have been made with much greater ease. As it is, all that I have gathered concerning this form has been acquired with the utmost difficulty, and is out of all proportion to the time and trouble which I have expended.

Figures of the living organisms are given on Plate 13 (figs. 11—17). Stained individuals are shown in figs. 133 and 134 (Pl. 16). The dimensions of the organisms — which are in the form of very minute spirals — are approximately as follows. (The measurements are from specimens fixed (wet) in FLEMMING's fluid and stained with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin.) Length ca. 2—25 μ. Diameter of filament ca. 0,1 μ. Diameter of spiral ca. 0,5 μ.

I believe that *S. minima* is probably — like *S. fulgurans* — without crista or flagella: that it is colourless: that it is circular in transverse section — i. e. not ribbon-like, but a cylindrical filament. All these points are doubtful, however, as the organisms are too small for one to speak with any confidence.

From the occurrence of segmenting forms like those of *S. fulgurans* it may be inferred that multiple transverse division occurs also in this species (see fig. 135). These forms are, however, very rare in

my preparations, and I have not been able to observe division in living organisms.

It seems probable, therefore, that *Spirochaeta minima* resembles *S. fulgurans* closely in every respect save its size. It is, I believe, the smallest known *Spirochaeta* — and, in fact, one of the smallest of all known micro-organisms. The smallest individuals measure rather less than 2 μ in length, and are so thin that I have not been able to measure their width with accuracy.

B. *Cristispira.*[1])

I have already published (1911 a) an account of one of the largest species (*C. veneris*) belonging to this genus. My interpretation of the structure of this organism was based almost entirely upon the appearances observable in osmic-Giemsa preparations. I have therefore wished to control this work by further observations on other forms after different methods of cytological treatment. As I was unable to obtain sufficient material of the large *C. balbianii*, I turned my attention to the *Cristispirae* which inhabit the freshwater mussel. All my work on these forms has been confirmatory of my work on *C. veneris.* I shall describe the most important results in the pages which now follow, and in doing so I shall take it for granted that the reader is acquainted with my account of *C. veneris.* It will not be necessary to repeat what I have already written about this organism.

1. *Cristispira anodontae.*[2])

I have obtained this species from the crystalline style of the common freshwater mussel, *Anodonta cygnea.* Mussels taken from

---

[1]) *Cristispira* Gross 1910. As is now well known, the forms included in this genus have been previously referred to the genera *Trypanosoma* and *Spirochaeta* by various authors. See Gross (1910), and also Dobell (1911 a).

[2]) *Cristispira anodontae* Keysselitz 1906 emend. Schellack 1909. It has been pointed out by Schellack (1909) that there are two distinct species of *Cristispira* inhabiting the crystalline style of *Anodonta mutabilis* — not one, as Keysselitz (1906) assumed. He therefore restricts the name *anodontae* to the larger form, and names the smaller *spiculifera.* These two species occur in the British *A. cygnea*, and I shall therefore call them by the names employed by Schellack. The two species are easily distinguishable, but they have been confused by Keysselitz (1906), Fantham (1908), Bosanquet (1911) and others, owing chiefly to defective cytological technique. No excuse is therefore required for my giving a redescription of these organisms, for the only published description which

the River Cam near Cambridge are almost always infected with it.[1])

When a crystalline style is present in the mussel, it almost invariably contains both *C. anodontae* and *C. spiculifera.*[2]) As a rule, I have found one species greatly in excess of the other, but this is probably a matter of chance. Once only I have examined a style which contained apparently only *C. anodontae*, but it is almost impossible to be absolutely certain that no organisms belonging to the other species were present, as small parts of the style are inevitably lost in making preparations.

As in the case of other *Cristispirae* which I have investigated, I have found that it is absolutely necessary to make wet films if good cytological results are to be obtained. The organisms must be fixed immediately after removal from their host, as degenerative changes occur very quickly. It is also important to avoid diluting the substance of the style with water in making films, as this invariably produces a large number of artifacts.

The general form and dimensions of *C. anodontae* have been accurately given by SCHELLACK (1909), but in some respects my observations are not quite in agreement with his. In the first place, I have found that a crista is always present in living and properly fixed organisms. It certainly is not an artifact. Secondly, I have found that the width is more constant than his account would make it appear. In all living organisms (as far as I can determine) and in all those properly fixed in "osmic acid", FLEMMING's fluid, HERMANN's fluid, BOUIN's fluid, sublimate-alcohol, sublimate-acetic, picro-acetic or formalin, the width is approximately the same. It is certainly never less than 0,9 μ and never greater than 1,0 μ.[3]) But as in the case of *C. veneris* and other allied forms, the width of individuals which have been dried before fixation is subject to con-

---

has any value is that of SCHELLACK (1909): and this is by no means complete. The errors in the work of others are so numerous, that it would be merely waste of time to discuss them again in detail.

[1]) The spirochaets of the British freshwater mussel were first recognized, I believe, by Mr. W. S. PERRIN in 1906, but he did not record his observations. He found them in mussels from the same locality as those upon which I have worked.

[2]) SCHELLACK (1909) describes a third species — a very small form, *C. pusilla* — from the stomach and intestine of *Anodonta mutabilis*. I have not encountered this in *A. cygnea*.

[3]) SCHELLACK gives the width as 1,0 μ on an average, but varying in different individuals from 0,9 μ to 1,2 μ.

siderable variation. The real width is probably slightly less than 1 μ on an average. The length, however, is very different in different individuals (cf. figs. 32 and 27, Pl. 14). They may be of any length from about 40 μ to 100 μ. Here, as in other spirochaets, the dimensions are important in connexion with the method of division.

The organism tapers very slightly towards its ends, which are rounded and never pointed (cf. figs. 27, 28, 32). I have never been able to demonstrate the existence of flagella or "end appendages",[1]) and polar caps are not visible. The body is round in optical transverse section.

The crista, which — as I have already noted — is always present, extends almost to the extreme ends of the organism (figs. 27, 32, etc.) and is exactly similar to that of *C. veneris*, or *C. pectinis.*[2]) Normally, it is a slender band-like process of the body wall, displaying no visible fibrillar structure. In living or properly fixed individuals it is always seen to be closely adherent to the body, and to lie in the concave surfaces of the turns of the somewhat irregular spiral of which the body is composed. It occupies, that is to say, a position which is comparable with that of the newel in a spiral staircase (see fig. 27, etc.). The crista stains pink or lilac with Giemsa, black with Heidenhain. At its extremities it appears to merge gradually into the general body membrane. No "basal granules" can be distinguished (see figs. 27, 32, etc.). As in other *Cristispirae*, dried organisms often possess no crista at all (fig. 100, Pl. 15) or else a very much torn one — frequently with a fibrillar appearance (fig. 99).

It will be unnecessary to redescribe the movements of *C. anodontae*, as they are not different in any way from those of other *Cristispirae*. I should like to emphasize these three points, however. 1. The movements in all normal organisms are very rapid. 2. There is no antero-posterior polarity. 3. The spiral is normally held relatively rigid during the performance of ordinary movements — in spite of the very flexible nature of the body. In all these respects, *C. anodontae* is closely similar to *C. veneris*.

Internal structure. — I will begin by describing the normal structure of *C. anodontae*. In the living organisms, I have never been able to distinguish any protoplasmic structure with precision.

[1]) In agreement with Schellack.
[2]) See Gross (1910).

In carefully fixed and stained organisms, however, there is always a certain amount of structure visible, and it is always of the same sort. The cytoplasm possesses a chambered structure like that of *C. veneris*, but it is much less marked (see figs. 27, 28, 32). I have obtained very good fixation with a number of fixatives (FLEMMING, HERMANN, SCHAUDINN, BOUIN, sublimate-acetic, picro-acetic, etc.) and the appearances observable after any of these seem to be identical. I have obtained the best preparations by staining with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin, but other stains give comparable results. It is, however, by no means easy to obtain good differentiation of the internal structures.

In properly stained individuals — that is, in those which have been successfully differentiated — the chambered structure can always be seen, though not always very distinctly. It is very often quite invisible in places (cf. figs. 27, 32). The chamber walls appear as extremely fine transverse lines, the chambers themselves being nearly as broad as long. I believe the chambered structure extends throughout the whole filament from end to end — its apparent absence in some places being due to imperfect staining. The body membrane takes up the iron-haematoxylin stain very strongly at first, and when this is extracted sufficiently to show the internal structure, the stain is very likely to be rather over-extracted from the latter. It is rather curious that the chambers are more distinct when the stained organism is examined in water than they are after it has been mounted in balsam.

Whether granules, possibly of a nuclear nature, are present round the transverse cytoplasmic septa or not, I cannot accurately determine. Sometimes they seem to be present, sometimes not. I believe they are really there — as in *C. veneris* — but are so small as to be almost invisible. This is a point of importance, but one which I am unable to decide — except on analogy with other forms.

I conclude that *C. anodontae* normally possesses a chambered structure exactly like that of *C. veneris*, *C. pectinis*, *C. balbianii*, etc., but that it is much less strongly developed.[1])

If organisms be dried, then fixed in absolute alcohol and stained by GIEMSA's method, they may show all the remarkable "chromatin" structures which have been so often described and figured (cf. fig. 99,

[1]) SCHELLACK (1909), who describes a similar chambered structure in a number of forms, gives no figures which show the normal structure of *C. anodontae*. Moreover, all his figures of this species appear to be drawn from dried specimens.

Pl. 15). The way in which these artifacts are produced has already been described in several other species.[1]) They appear to be due to so-called "preparation plasmolysis". However careful one may be in making wet film preparations, a few forms showing these abnormal appearances can almost always be found in them. But in dried alcohol-fixed preparations normal forms are hardly ever seen.

Similar artifacts can be produced experimentally by plasmolysing organisms in a concentrated salt solution.[2]) When a *C. anodontae* is placed in 10 % NaCl solution, it at once ceases to move. The crista very frequently becomes partially detached, and may break up into fibrillae. These greatly obscure the internal structure, so that in an unstained organism treated in this way it is not usually possible to be certain whether plasmolysis has taken place or not. I was able to overcome this difficulty in the following way. I added a small quantity of methylene blue to the 10 % NaCl. This stain is not taken up by the crista, but the protoplasm is strongly coloured by it. It is therefore not difficult to convince oneself that plasmolysis has occurred (see fig. 124, Pl. 16). In organisms treated in this way, all the abnormal structures produced by drying — all the "chromatin" figures — can be found. As a control, I treated other organisms with strong formalin solution to which methylene blue had been added. All these organisms — which were of course instantly fixed — stained quite uniformly (fig. 123, Pl. 16). The depth of the staining depends upon the concentration of the stain, and is rather curious that I have never been able to make out the chambered structure of the cytoplasm in any organisms treated in this manner.

It is quite clear from this that *C. anodontae* is plasmolysable — like all other *Cristispirae*: and that the various "nuclear" structures which have so often been described and figured are the results of preparation plasmolysis.

Occasionally living organisms are seen to possess one or two highly refractive granules lying in their protoplasm. They are to be seen as a rule in only a few individuals, and they are never abundant. I have seen similar granules in living individuals of *C. balbianii*, but they do not appear to have been noticed by other

---

[1]) See Schellack (1909), Gross (1910) and Dobell (1911 a).

[2]) That *Cristispirae* can be plasmolysed was clearly shown by Swellengrebel (1907, 1909). It is to me incomprehensible why his results have been denied and the facts controverted by Keysselitz (1907), Fantham (1907), Hölling (1911) and others. See also in this connexion Gross (1910) and Dobell (1911 a).

observers. The granules appear to be metachromatic granules (volutin) similar to those which occur in *Saprospira flexuosa*, etc. In organisms fixed in absolute alcohol and stained with methylene blue they are coloured red (fig. 100, Pl. 15). As individuals containing the granules are scarce, I have not been able to carry out a series of staining experiments upon them.

Division. — I have been able to convince myself that *Cristispira anodontae* multiplies by transverse division into two. The method is closely similar to that which I have seen in *C. veneris*.

I have never succeeded in seeing the whole process of division from beginning to end in the same living organism. Division takes place in a condition of incurvation,[1]) and I have seen organisms enter into this condition and begin to divide. I have seen others already in the stage of incurvation finish dividing. But I believe it is not possible for the whole process to be observed in one organism, and for this reason. The *Cristispirae* live for a considerable time under a sealed-down coverglass, if they have been carefully removed from the host and if no water — other than that present in the oesophagus — has been added to the preparation. But none the less, they very soon become abnormal, so that normal organisms can be observed for only a few minutes after the preparation has been made. Now the time during which the organisms remain normal is apparently shorter than that required for complete division. In my experience, observations are of little value unless they have been made during the first ten minutes after making the preparation. During this time, organisms in a state of incurvation may be seen to divide and separate, others may be seen to enter into incurvation. But after this time, incurved organisms do not complete division, and those which become incurved never go any further. I have watched them for many hours, but they always died finally.

From a study of carefully fixed and stained individuals, and from the observations which I have been able to make on the living forms, it is comparatively easy to piece together, with considerable accuracy, the series of changes which accompany division. There can be no doubt that division takes place thus: a long individual enters the state of incurvation — divides transversely and almost completely into two at the looped end — then unwinds, straightens

[1]) I adopt Gross's (1910) term, as I have already done in describing the division of *C. veneris*.



out, and breaks into two daughter individuals.[1]) The organisms remain actively motile during the whole process.

Figs. 28—31 (Pl. 14) illustrate the process of transverse division in *C. anodontae*, as seen in fixed and stained preparations. In fig. 28 an organism is seen entering into the state of incurvation. Fig. 29 shows another organism in the incurved condition. The two halves of the organism are in very close apposition — as is always the case. An incurved organism like this continues to move like a simple spiral form. Fig. 30 is a drawing of the looped end of an incurved individual. It may be seen that the point at which transverse division takes place coincides with a transverse cytoplasmic septum. The crista at this stage is not quite divided. The last figure, fig. 31, shows the middle part of an organism which has straightened itself out after incurvation. The protoplasm and crista are completely divided, but the two ends of the daughter individuals are still united by the very delicate membrane, or pellicle, investing the body. This is subsequently drawn out very slightly: it closes over the ends of the daughter individuals and they then break apart. The process is very similar to that which occurs in *Saprospira* and other forms to be described later (cf. figs. 31 and 41).

I have never seen anything that could be interpreted — save by the most casual observer — as longitudinal division in these forms. Individuals in an incurved condition might possibly be mistaken for individuals dividing longitudinally — especially in badly fixed preparations. But careful observations on the living organisms and upon well fixed and stained specimens indicate quite clearly that transverse division is the only form of division which occurs. It must be remembered also that the organisms vary greatly in length but not in width, which is inexplicable if it be assumed that longitudinal division occurs. It is quite clear to me that the allegations that longitudinal division occurs in *C. anodontae* are all due to errors of observation and technique.[2]) I say this with complete confidence, for I am convinced that any competent and critical worker who turns his attention to this matter, and does not allow himself to be influenced by anything which has been said on the subject, will arrive at conclusions which are identical with mine.

I have never found any other stages in the life of *C. anodontae*. I have never observed spores or anything like spores.[3]) From what

---

[1]) Exactly as in *C. pectinis* (Gross 1910) and *C. veneris* (Dobell 1911 a).

[2]) See, for example Keysselitz (1906), Fantham (1908) and Bosanquet (1911).

[3]) Bosanquet (1911) has recently described the formation of "coccoid bodies"

I have already said, it will also be apparent that there is no polymorphism in this organism, so that there is not a shred of evidence to justify one in speaking of "males" and "females". There is absolutely nothing to indicate that any sexual phenomena exist in these spirochaets.

2. *Cristispira spiculifera.*[1])

As I have already noted, this species is very commonly found in company with *C. anodontae* in the crystalline style of *Anodonta cygnea.*[2]) My material has all been obtained from the River Cam near Cambridge.

I believe the dimensions given by SCHELLACK are accurate, save that I have found the width to be more constant than he states it to be. In well fixed organisms which have not been dried, the average width is approximately 0,8 μ — varying from about 0,75 μ to nearly 0,9 μ. When allowance is made for errors in making the measurements and for the effects of fixation, it appears probable that there is very little real variation indeed in this respect.[3])

The structure of *C. spiculifera* is very like that of *C. anodontae.* A crista is always present in living or well fixed individuals, and its disposition (see fig. 35, Pl. 14) is similar. It is to be noted, however, that the crista always terminates, at either end, in a minute knob-like thickening (figs. 33, 35). The organism is circular in optical transverse section, and has very sharply pointed ends. Both ends usually terminate in a stiff spike-like structure of variable length[4]) (cf. figs. 33, 35). This "spicule" appears to be a pro-

---

in *C. anodontae*, but it is not possible to attach much importance to these observations on account of the manner in which they were made. It may be noted here that BOSANQUET was unable to distinguish the two different *Cristispirae* in *Anodonta*: and concerning their internal structure he naively remarks that they "stain homogeneously like Bacteria" (!).

[1]) *Cristispira spiculifera* SCHELLACK 1909 (emend.). This species was originally embraced by the name *Cristispira* ("*Spirochaeta*") *anodontae* KEYSSELITZ 1906. See footnote p. 133.

[2]) SCHELLACK (1909) describes it as occurring not only in *A. mutabilis* but in *Cyclas* and *Unio* also.

[3]) SCHELLACK gives 0,7 μ—1,1 μ as the width of this organism — the average being 0,9 μ.

[4]) As described by SCHELLACK (1909). He gives the length, however, as 5—7 μ, which is nearly double the average length of the spicules in most of my specimens.

longation of the pellicle clothing the surface of the body. It is not capable of independent movement, and does not appear to be continuous with the crista. It certainly cannot correctly be called a flagellum, and is probably homologous with the "end appendages" visible occasionally in *C. balbianii* and some other species.[1])

The internal structure is exactly like that of *C. anodontae* (cf. fig. 33), but as a rule the chambered structure is rather more distinct.[2]) Plasmolysis produces similar appearances. All the "chromatin" figures can be produced in exactly the same manner (see fig. 34). It will not be necessary to describe this here, as everything that has been said about *C. anodontae* in this respect applies equally to *C. spiculifera*, upon which I have made similar experiments.

Division is always transverse — never longitudinal. My observations and the conclusions drawn from them are exactly similar to those recorded in the case of *C. anodontae.* There is but one small point of difference. After incurvation — which always accompanies division[3]) — the organism is seen to be much drawn out and thinned at the division point (fig. 36), but the division of the protoplasm cannot be seen, and the crista is not completely divided at this stage. A little later, however, the crista is seen to be divided, and the ends of it are knobbed (fig. 37). The interval between the knobs appears very pale, but the body membrane (or pellicle) seems to be still present (fig. 37), as in the corresponding stage in *C. anodontae* (fig. 31). As far as I can determine, this minute portion of the organism — consisting, apparently, of little more than the drawn out pellicle — gives rise to the terminal "spicules" of the new daughter individuals. It is extremely difficult to make out with precision the details of the final division stages; for the parts concerned are exceedingly small, and normal living organisms move too rapidly for direct observations to be made with accuracy. I can say however, that the freshly divided ends are sharply pointed, and the body tapers markedly towards them.[4]) The "spicules", moreover, are present a few moments after division.

---

[1]) See Schellack (1909).

[2]) Schellack gives no figures showing the chambered structure in this species. All his figures are of dried organisms.

[3]) Schellack (1909) has given a figure (fig. 15, Pl. II) of an organism dividing in a state of incurvation.

[4]) In Schellack's fig. 10 (Pl. I) the ends are represented as blunt — which seems to me to be an error due possibly to the fact that it was drawn from a dried preparation

Everything else that has been said about *C. anodontae* — that is, concerning metachromatic granules, "spores" and other stages in the life-cycle, etc. — is true of *C. spiculifera* also.

3. *Cristispira parvula* n. sp.

This is the smallest species of *Cristispira* which I have investigated. I found it in the crystalline style of the Ceylon lamellibranch *Venus* (*Meretrix*) *casta* Chem., and a similar (I believe identical) form in *Soletellina acuminata* Desh.[1]) I have been able to make only a few observations on the organisms on account of the small amount of material which I was able to obtain. The observations are of interest, however, on account of the small size of the organism. Most of my material was taken from the style of *Venus casta*, in which it was always accompanied by the large *C. veneris*.

The length of the individuals in preparations varies from about 20 μ to 45 μ. The breadth — in osmic-fixed specimens stained by Giemsa's method — varies from about 0,4 μ to slightly over 0,5 μ. The lower figure probably corresponds more accurately with the width of the living organism.

Living organisms showed no peculiarities in their movements. I could not see with certainty whether they possessed a crista or not — but this was probably due to the inferior optical apparatus which was available at the time, for a crista was undoubtedly present in the properly fixed individuals which I subsequently examined (fig. 60, Pl. 15). It appears to be closely similar to that of other forms. In dried Giemsa preparations, moreover, it was often seen to be split up into fibrils (fig. 59). A crista, therefore, most certainly exists in this species. (As in other forms, a crista was absent from many dried individuals; see fig. 58.)

Most of the slides which contained these organisms were dried Giemsa preparations, and in these the spirochaets showed characteristic "chromatin" structures (figs. 58, 59) like those of other forms. These are produced, as in the other species, by preparation plasmolysis. For in a few individuals which were present in a carefully fixed (osmic vapour, absolute alcohol) film, the normal chambered structure of the cytoplasm could be clearly seen (see fig. 60).

---

[1]) See Dobell (1910 and 1911 a). These spirochaets — as already recorded — were discovered by Dr. A. Willey, F.R.S.



The ends of this organism are very sharply pointed, but as far as it is possible to discover, no "spicules" are present.

I have seen no stages in division, either in living or stained organisms: nor is there anything else in connexion with this species which is worthy of record.

As far as I can determine, therefore, this very small species is essentially the same in structure as the larger forms.[1])

C. *Treponema*.[2])

Under this generic name, I shall describe a number of different organisms which I have been able to study in some detail. I have already pointed out (Dobell 1911 a) the range of forms to which I consider this name should be applied. I will begin by describing the largest organisms belonging to the genus — the organisms which are parasitic in white ants. I will then pass on to a description of those smaller species which I have been able to study.

I attach special importance to the results obtained in the case of *T. termitis*, on account of the relatively very large size of this form. It is the only *Treponema* which is sufficiently large for it to be possible to arrive at any definite conclusions regarding internal structure.

Of the smaller forms, I have investigated most fully those which inhabit the human mouth. I have studied these organisms intermittently during some four years, so that I am very well ac-

---

[1]) Two very small *Cristispirae* have previously been described — *C. pusilla* (Schellack 1909) and *C. interrogationis* (Gross 1910). The width of these is respectively 0,3 μ—0,4 μ and 0,5 μ. Both possess sharply pointed ends. Transverse division is described in *C. pusilla*, and appears to be accompanied by incurvation. *C. interrogationis* possesses a chambered structure.

[2]) *Treponema* Schaudinn 1905. Syn.: *Spirochaeta* Ehrenberg (pro parte), *Spironema* Vuillemin 1905, etc. It has already been pointed out (cf. Dobell 1911 a) that the name *Spironema*, introduced by Vuillemin and adopted by Gross and others, is not available. This name had been already used by Klebs (1892) for a flagellate. There is here, however, a nice problem in nomenclature. So long as the Spirochaets are regarded as animals, *Spironema* is preoccupied — being the name proper to the flagellate of Klebs. If it be admitted that the Spirochaets are plants, however, it seems that the name *Spironema* may be given to the forms under consideration, since the names and rules of zoological nomenclature do not apply to plants. Nevertheless, I shall retain the name *Treponema*, as I think it would be undesirable to have two different organisms among the Protista both bearing the same name. A similar problem may someday arise in connexion with the name *Bacillus*, which is used to-day for both Bacteria and stick insects.



quainted with them, and can speak with confidence about them. The material in this case is particularly easy to obtain, as almost every human being appears to harbour these spirochaets — even those who tend their teeth most carefully almost always possessing spirochaets in some part of the mouth, though it may frequently be necessary to make a very careful search before finding them.

1. *Treponema termitis* Leidy (emend.).[1])

I have already given a brief account (1910) of this organism, which I obtained from the gut of the Ceylon termite *Calotermes militaris.* A re-examination of my material has shown me that there are really two different species of *Treponema* inhabiting this host — a large and a small. I shall call them *T. termitis* Leidy (emend.) and *T. minei* Prowazek (emend.) respectively.

Treponema termitis is the largest member of the genus with which I am acquainted. The longest individuals measure about 60 μ in length, the shortest about 20 μ. Their breadth — in wet films stained by Heidenhain's method — is about 0,5 μ.[2]) The organisms are sharply pointed at both ends (see figs. 121, 122, Pl. 16). They appear circular in optical transverse section.

I found these organisms living in company with Trichonymphids (cf. Dobell 1910) in the guts of workers of *Calotermes militaris*

---

[1]) Syn.: *Vibrio termitis* Leidy 1881 (pro parte).
Spirochaeta termitis (Leidy) Dobell 1910 (pro parte).
Spirochaeta minei Prowazek 1910 (pro parte).
? *Spirochaeta grassii* Doflein 1911.

I have experienced some difficulty in naming these organisms. They appear to have been discovered in N. America by Leidy (in *Termes flavipes*) in 1879, when he called them "Spirilla". In 1881 he introduced the name *Vibrio termitis* for them. He described them as "immeasurably fine lines" from 15 μ to 60 μ in length. Grassi and Sandias (1893) observed similar "spirilla" in the European *Calotermes flavicollis* and *Termes lucifugus.* Prowazek (1910) describes "*Spirochaeta minei*" as a new form from the Japanese termite *T. lucifugus.* The dimensions are given as 15 μ—50 μ $\times$ 0,3 μ—1 μ. Doflein (1911) finally records "*Spirochaete grassii*" in "European termites", giving the dimensions as ca. 100 μ $\times$ 1,5 μ. Now there are really two different species in *Calotermes militaris*, and it seems to me that Leidy and Prowazek observed both these also. The dimensions correspond closely enough with those of my two forms. Doflein's form appears to be larger, so that I must leave it in a doubtful position for the present. As two names are already in existence, I propose to retain both, applying the name *T. termitis* to the larger, *T. minei* to the smaller form.

[2]) In dried Giemsa preparations the breadth varies considerably, being sometimes nearly 1 μ. Cf. my results on *Cristispira veneris* (Dobell 1911 a)

taken at Peradeniya (Ceylon). Unfortunately, I obtained only a small amount of material, and attempts which I have since made to obtain more, have failed.

T. termitis is a very active organism when alive. It darts about rapidly in the direction of the long axis of the body, displaying no antero-posterior polarity. Its movements are very similar to those of any other *Treponema*,[1]) though of course on a larger scale. Rolling up and vibrating movements — like those seen in a *Cristispira* — were sometimes observed. The organisms possess a peculiar tendency to attach themselves by one end to the surface of the Trichonymphids (*Gymnonympha zeylanica* Dobell) which occur in the same host. They thus appear to form a ciliary investment of these Protozoa. It is only when they break away and display their characteristic movements that their true nature is revealed. I have more than once been puzzled to know whether a "flagellum" on a Trichonymphid really belonged to it or not — that is, whether it was really a flagellum or an attached spirochaet.[2])

It must be understood that in my original account of "*Spirochaeta termitis*" (Dobell 1910), I did not realize that there were two distinct species in the termite, and my account therefore applied to both. The figure which I then published (fig. 20, Pl. 12) shows five individuals of *Treponema termitis* and one *T. minei* — according to the nomenclature now adopted. The account given, moreover, was based on preparations which had been stained by Giemsa's method. After re-examining and re-staining these and other preparations, I am able to amplify considerably my first brief description.

I have little to add concerning the general form of the organism. There is no crista,[3]) as far as I have been able to determine, and flagella appear to absent. It may be noted that the spiral form of the body is more marked, as a rule, in the living organism than in those which have been fixed and stained. The latter sometimes appear almost straight (cf. fig. 120, Pl. 16).

---

[1]) Doflein describes "*Spirochaete grassii*" as performing creeping movements in addition to the usual wriggling movements. I have not seen these in my organism, but I cannot say that it does not perform them. My observations on the living organisms were unfortunately rather limited.

[2]) Fauré-Frémiet (1909) has made a similar observation in the case of *Trichodinopsis paradoxa*. He finds that a part of what appears to be the ciliary coat of this ciliate is composed of symbiotic spirochaets.

[3]) A kind of rudimentary crista appears to exist in "*S.*" *grassii*, according to Doflein (1911).

Internal structure. — *Treponema termitis* is so slender, that it is a matter of great difficulty to ascertain its internal structure with precision. I believe that it possesses a chambered structure similar to that of a *Cristispira*.[1]) The chambers are distinctly visible in some — but not all — of the organisms which have been fixed (wet) in picro-acetic solution (3 : 1) and stained with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin (see figs. 121, 122). Good differentiation is difficult to obtain, and the chambered structure cannot always be seen with equal distinctness at all levels in the same organism (cf. fig. 121).

Additional evidence of the existence of a chambered structure like that of *Cristispira* is derived from a study of dried organisms. Many of these undergo "preparation plasmolysis", very similar to that of *Cristispira*. This is very clearly seen in individuals which have been dried, fixed in absolute alcohol, and stained by GIEMSA's [2]) method (see figs. 61, 62, Pl. 15). It will be seen that short "chromatin" rods, spirals, etc. just like those produced in *Cristispirae* become evident after this treatment. The chambered structure appears to be broken down in an exactly similar manner.

In spite of its slenderness, therefore, *T. termitis* may be regarded with a considerable degree of certainty as possessing a chambered structure similar to that of *Cristispirae*. It differs from these chiefly in possessing no crista, and in its somewhat greater slenderness.

Division. — From the fact that the width of all individuals — in well fixed preparations — is fairly constant, whereas the length varies very considerably, it would seem highly probable that this organism reproduces by transverse division. I have been able to obtain direct evidence that this is the case — though from a study of fixed and stained organisms only. I have not observed division in the living spirochaets.

The longest individuals very frequently show a more or less well-marked break in the middle of the body. This is at first an almost imperceptible pale transverse line, which at a later stage has the appearance shown in fig. 119 (Pl. 16). Still later, the pale mid-region becomes constricted (fig. 120), and finally complete division occurs at this point — two approximately equal daughter spirochaets

---

[1]) DOFLEIN describes a chambered structure in "*S.*" *grassii* also.

[2]) In my earlier account, I wrote "In films stained by GIEMSA's method the organisms stained a uniform pink". I was led to make this incorrect statement because the preparations which I was then describing had, apparently, faded, or had not been sufficiently deeply stained. On re-staining them, the results described above were produced.

being formed. The appearances are most clearly seen in deeply stained organisms — such as those shown in figs. 119 and 120, which are from a picro-acetic-HEIDENHAIN preparation. No further details can be made out. Similar stages in division are seen in dried GIEMSA preparations (see figs. 61, 62, Pl. 15). Altogether I have seen a considerable number of division stages of this sort, so that I have no doubts concerning the chief features of the process. I must also point out that I have seen not the slightest indication of longitudinal splitting in these forms. My observations clearly point to transverse division as the ordinary — and probably only — method of multiplication in *T. termitis.*

These are the only results of importance which I have obtained from a study of this organism. I have found no other stages in the life-cycle. I will therefore pass on to a brief description of the smaller *Treponema* which I have found in termites.

2. *Treponema minei* PROWAZEK (emend.).[1])

Now that I have described the most conspicuous features in the structure etc. of *T. termitis*, it is a simple matter to describe this smaller form. For it appears to differ from the larger form merely in point of size. The longest individuals measure about 25 μ in length. Newly divided forms (or still attached daughter individuals) measure on an average about 10 μ. I have several times found much shorter individuals, however, which are about 6 μ in length [cf. figs. 112 (Pl. 15) and 147 (Pl. 16)]. These are not common. The number of turns to the spiral varies considerably — the organisms being very flexible and often presenting a very irregular appearance in stained preparations. This is also a characteristic of the larger *T. termitis.* The breadth of *T. minei* I estimate at about 0,3 μ.

Owing to the small size of this organism, I have not been able to distinguish any internal structures with precision. In organisms fixed (wet) in picro-acetic, and stained with iron-alum haematoxylin, no chambered structure can be recognized with certainty (figs. 147, 148). But in dried, alcohol-fixed GIEMSA preparations, "preparation plasmolysis" gives rise to appearances similar to those produced in

[1]) Syn.: *Vibrio termitis* LEIDY 1881 (pro parte).
Spirochaeta termitis (LEIDY) DOBELL 1910 (pro parte).
Spirochaeta minei PROWAZEK 1910 (pro parte).
See footnote on p. 144.



T. termitis (see figs. 112, 113, Pl. 15). It may perhaps be inferred from this that a chambered structure of the cytoplasm also exists in *T. minei*, though it is too minute to be seen in ordinary individuals.

T. minei multiplies by transverse division into two [figs. 149, 150 (Pl. 16) and 114 (Pl. 15)]. As far as I can determine, the process is like that in *T. termitis*, but on a smaller scale.

No evidence of longitudinal division has been obtained, nor have I observed any appearances which lead me to suppose that a crista is present.

3. *Treponema vivax* n. sp.

Under this name I shall describe a new form which differs from all those previously described in that it is free-living — being an inhabitant of freshwater.[1]) Apart from this, however, the organism is very similar to many parasitic species.

I have encountered *T. vivax* on several occasions in cultures of freshwater *Oscillatoriae* collected from the River Granta at Cambridge. It has always occurred in small numbers and in company with many other Protista.

In form, this organism varies very considerably (see fig. 19, Pl. 13, which shows six living organisms). Its body is exceedingly flexible, and may be in the form of a very definite spiral, or almost straight. The spiral may be quite close with many turns (6 or more) or loose with few turns (1 or 2). As a rule, the organism moves with great rapidity, and changes its shape continually. Its movements are very like those of *T. buccale.* When moving slowly, it displays bending, looping, and rolling up movements like those of a small nematode. It displays no antero-posterior polarity.

Long individuals attain a length of ca. 11 μ. The shortest are rather less than 5 μ. (The measurements were made from end to end, across the turns of the spiral.) The width of all organisms is about the same, and is approximately 0,2 μ.

Living organisms appear to be colourless, but it is difficult to be absolutely certain of such a point as this in organisms of such extreme tenuity.

I have not been able to distinguish any internal structures —

---

[1]) DOFLEIN (1911) has just recorded what appears to be a similar organism from freshwater. From his very brief description of it, however, I cannot be certain that his form is really a *Treponema.* The dimensions are not given, and cannot be discovered from his figure (fig. 14) of the living organisms, which might indeed be young individuals of a form such as *Spirochaeta fulgurans.*



which can hardly be wondered at. After fixation in various ways and staining with HEIDENHAIN, the organisms appear a uniform grey (figs. 130—132, Pl. 16). After GIEMSA staining, they appear red (Pl. 15, figs. 63—72). No granules can be seen in the cytoplasm. The figures give a good idea of the organism and its various forms, so that I think it will be unnecessary to add a more detailed description.

I have not observed division in the living organism, but examination of a large number of variously fixed and stained specimens leaves no doubt in my mind as to the essentials of the process. Division is transverse (fig. 72), but little can be gathered of the details. It appears to be similar to the division of *T. termitis* — though of course on a much smaller scale. No appearances suggesting a longitudinal division have been seen.

Owing to the extremely small size of this species, I have not been able to obtain any conclusive results as regards plasmolysis. No crista can be seen, and I could discover no flagella after staining by LÖFFLER's method. Although I have devoted much time and trouble to this organism, I can say little more about it than I have already done. It is free-living, but very similar in other ways to the parasitic forms, and reproduces by transverse bipartition — that is about everything of importance which I have discovered.

On one occasion, I encountered a form which appears slightly more slender than that which I have just described (see figs. 73—75, Pl. 15). The general facies of this form appears rather different, but it is not easy to define the difference. I think it may possibly be another species, but I cannot decide this point, and will therefore content myself with merely mentioning it, and giving a few figures. It is quite possible that there are many different species of free-living treponemes, but it will probably be a matter of considerable difficulty to differentiate them morphologically.

4. *Treponema stylopygae* n. sp.

I propose this name for a new species of *Treponema* which I have found in the hind-gut of the common cockroach, *Stylopyga orientalis.*[1]) I have found two different species in this insect — the one under consideration being the larger of these.

[1]) As far as I am aware, nobody has recorded spirochaets from the cockroach, though of course several species (e. g. *T.* ("*Spirochaeta*") *culicis* JAFFÉ 1907, *T.* ("*Spirillum*") *glossinae* NOVY and KNAPP 1906) are known to exist in other insects.

Treponema stylopygae is not a common species. Only a small percentage of cockroaches appears to harbour the parasite. I have found it, moreover, only in those captured in Cambridge. I have not encountered it, up to the present, in London cockroaches — taken in several different localities. This is perhaps merely a coincidence. It is quite probable that cockroaches in many places contain this spirochaet.

In length the organism varies from 3 μ—4 μ to about 11 μ — measured across the turns of the spiral. The average length of newly divided organisms is about 5 μ—6 μ, shorter individuals (fig. 83, Pl. 15) being uncommon. The breadth of all organisms is about 0,3 μ.

In form, the organisms vary considerably. They may show many close turns in the spiral (fig. 76) or few loose turns (figs. 77, 78): or an irregular spiral of a varying number of turns may be seen (fig. 79). Rolled up forms are not uncommon in preparations (figs. 85, 86). On the whole, *T. stylopygae* bears a considerable resemblance to *T. buccale* in its general form. The ends, however, are blunt — not pointed (see figs.). I have not seen any indication of a crista or flagella, and the body appears to me to be circular in transverse section.

The living organisms are actively motile. Their movements are characterized by nothing which distinguishes them from those of other treponemes. There is no antero-posterior polarity.

In dried GIEMSA preparations, the organisms are sometimes seen to possess swollen ends. One end (fig. 87) or both ends (fig. 88) may appear clubbed or globular, but living or properly fixed organisms do not present these appearances, which are brought about — I believe — by drying. Many other treponemes behave in a similar way.[1]) Like other small treponemes also, *T. stylopygae* stains red or pink with GIEMSA, black or grey with HEIDENHAIN — according to the degree of differentiation. I have not succeeded in making out any internal structure.

Most conclusive evidence of transverse division has been obtained in this species. Three consecutive stages in the process are shown in figs. 80—82. A break first appears in the middle of the organism (fig. 80), the two daughter individuals subsequently drawing

[1]) Similar appearances have been described and figured by other observers in a number of forms, though the same interpretation has not always been given to them.



apart at this point (figs. 81, 82). They remain attached for a short time by a very fine connecting strand. Division, therefore, is similar to that of *T. termitis.*

I have not obtained any evidence of longitudinal division in this form, and I believe it does not occur.

5. *Treponema parvum* n. sp.

This is the smaller form of *Treponema* which I have found in the hind-gut of *Stylopyga orientalis.* It is exceedingly uncommon — in my experience — and excessively small.

In general form, this organism resembles *T. dentium,* being a very slender and fairly regular, though flexible, spiral (see figs. 89—91). It attains a maximum length of about 7 μ. The width is about 0,2 μ or rather less.

On account of the very small size of this species, I have little more to add concerning it. Its movements are very active, and exceedingly difficult to follow. No internal structure can be made out in living or stained individuals.

I have seen appearances which lead me to suppose that transverse division occurs, but I cannot state with certainty that this is so. The difficulties involved in investigating an organism of this size are obvious, and need not be enlarged upon. I can do little more than record and name this form.

I may add that *T. parvum* has been found in only two cockroaches, and was not accompanied by *T. stylopygae.*

6. *Treponema minutum* n. sp.

I have described this species elsewhere (see Dobell 1908) under the name *Treponema* ? sp. It occurs as a very rare parasite in the large intestine of the toad, *Bufo vulgaris.* I recall it here merely to give it a definite name and to qualify certain statements which I have already made about it.

The organism resembles the preceding species in its very small size. It is equally difficult to observe — for the same reason. I pointed out originally that some organisms are thicker than others. I wish to point out now that this difference in thickness is observable in dried Giemsa preparations only. In organisms fixed by a wet method (sublimate-alcohol) and stained with Heidenhain (figs. 139—141, Pl. 16) the thickness is — as far as I can determine — constant, and is approximately 0,2 μ. I believe the differences in Giemsa preparations are entirely due to drying and the stain itself.

There are indications that transverse division occurs in this form — as I have already pointed out — but they are not conclusive, owing to the small size of the organism and the consequent difficulty of making accurate observations. On the other hand, there is no evidence at all of longitudinal division.

7. *Treponema buccale.*[1])

Under this name I shall describe the largest of the *Treponema* forms which occur in the human mouth. I have studied these organisms for several years, and have reached very definite conclusions concerning some important points in their life-histories.

T. buccale has been described by a number of workers.[2]) My description now will therefore be mainly concerned with correcting certain statements regarding its structure, and with establishing its method of multiplication.

The accounts given by others almost invariably describe this organism as being larger than it really is. This appears to me to be due to the fact that most of the previous accounts have been based upon material from dried GIEMSA or LÖFFLER preparations both of which methods may give very misleading results.

The length of this spirochaet varies considerably. Individuals vary from about 7 μ to about 20 μ in length — with all intermediate

[1]) These organisms have also been a source of great difficulty as regards their names. Most recent workers distinguish two spirochaets in the human mouth — called "*Spirochaeta buccalis* COHN" and "*Spirochaeta dentium* KOCH". I have already pointed out (cf. DOBELL 1911 a) that these organisms probably belong to the genus *Treponema* SCHAUDINN, and certainly cannot properly be called *Spirochaeta*. The names "*S. buccalis*" and "*S. dentium*" appear to be emendations due to LÜHE (in Mense's „Handbuch"). Certainly neither COHN (1872, 1875) nor KOCH (1877), who did some of the earliest work on these forms, employed either of them. They cannot therefore be given as authorities for names which they did not introduce. The names "*dentium*" and "*buccalis*" appear, however, to have been already in existence at this time — introduced respectively by MILLER and STEINBERG. I think that it is advisable to retain the names now in common use, merely correcting the genus. The two well known mouth spirochaets therefore become *Treponema buccale* and *T. dentium*. As there is another species also in the same locality, I propose to call it *T. intermedium*. I can distinguish at least three different species in the human mouth — and ZETTNOW (1906), indeed, says there are at least five species. I have not been able to consult all the literature bearing on the names of this group of organisms, and moreover it is extremely difficult to decide which forms each observer really studied. I must therefore content myself, or the time being, with the present compromise.

[2]) Usually, of course, under the name "*Spirochaeta buccalis* COHN".



sizes, and with a very variable number of turns to the spiral. The thickness, however, in living or well fixed and suitably stained organisms is constant. It is approximately 0,3 μ (see figs. 159 and 172, Pl. 16 and 17). The measurements may be most satisfactorily made, and are — in my opinion — most accurately preserved in organisms fixed in osmic "acid". Two sources of error have led to the incorrect measurements given by others — drying and the use of impregnation methods of staining. After drying, the spirochaets vary considerably in size, being as a rule broader than in life. After GIEMSA staining — which has been so largely used in studying these organisms — there is also as a rule an increase in the thickness. HEIDENHAIN's iron-haematoxylin, moreover, gives results which are not always satisfactory, for the thickness appears to vary with the intensity of the stain; very deeply stained organisms being thicker than those from which much colour has been extracted. In HEIDENHAIN preparations (wet films, fixed in BOUIN, FLEMMING, etc.) the thickness varies between 0,3 μ and 0,4 μ. The worst and most misleading results, however, are those given by LÖFFLER's flagellar stain. After this, a most extraordinary variation in thickness can be seen in different organisms. They may be of any size from about 0,4 μ up to as much as 0,9 μ. A good idea of the results of this method can be obtained from the figures on Plates 15 and 17. Figs. 107—109 show three organisms out of a LÖFFLER preparation. Figs. 174, 175 and 184d are from wet film preparations fixed with sublimate-alcohol and stained with HEIDENHAIN. Figs. 169—173 are from organisms fixed with "osmic acid" and stained with GIEMSA's stain followed by careful differentiation. These last are the most accurately preserved organisms. All these figures are drawn at the same magnification, so that the results may be easily compared. It will hardly be necessary to insist again upon the misleading results of the LÖFFLER method. [1])

The ends, in living and well fixed individuals, are sharply pointed (see figs. 169, 170, 172, 184d, etc.). After drying and GIEMSA staining they may appear rounded or clubbed, but such appearances are due to artifacts.

T. buccale possesses, I believe, no flagella and no crista. I have devoted a great deal of time to deciding these two points. I have

---

[1]) Several text-books give the thickness as 0,5 μ to 1 μ — an inaccuracy due partly to the LÖFFLER method. It is important to insist upon the constancy of the real thickness of these organisms, as it has an important bearing on the problem of their division.



never seen any traces of a crista in living or properly fixed organisms, and I believe all the statements of others who profess to have demonstrated the existence of such a structure are founded upon artifacts or errors of observation. I am sure that any competent microscopist who will spend as much time as I have spent in studying these organisms, will reach the same conclusion. The size of this organism — for it is large for a *Treponema* — is such as to allow one to speak with a certain amount of confidence with regard to its grosser structure.

I have never seen any flagella at the ends of these forms. The drawn-out ends, "flagella", or "periplast processes" described by others are probably either artifacts or the attenuated extremities of newly divided individuals. LÖFFLER's method, moreover, by staining different parts of the same organism unequally, may give rise to appearances suggesting terminal flagella. I have never seen any traces of such structures in living organisms examined by dark-ground illumination. [1])

In transverse optical section, the body appears to me to be circular. That is, the whole spiral is formed of a cylinder and is not flattened or ribbon-like — as has so frequently been stated. This, however, is a very difficult point to decide, and I cannot speak with perfect confidence in consequence.

The movements of *T. buccale* have been observed by many workers, and are probably so familiar to most protistologists that it would be superfluous to re-describe them in detail. I would emphasize the following points, however, as they are of importance for a correct understanding of these, and all other *Treponema* forms, in their relation to other spirochaets. First, there is no antero-posterior polarity observable: secondly, there is a considerable degree of flexibility, which makes the movements very often serpentine rather than screw-like: thirdly, the movements consist of translation, rotation and flexion — very often performed simultaneously: finally, since no flagella or other locomotory organs can be demonstrated, the means of movement must reside in the organism as a whole, and must for the present remain a mystery. It must also be remembered that the movements in normal organisms are performed

[1]) LEVADITI (1911) has recently described flagella in *T. pallidum*. They are said to be visible with the aid of the "ultra-microscope" — by which he appears to mean the ZEISS dark-ground illuminator. The nature of these "flagella" seems to me to be questionable. They certainly are not much like those of most other Bacteria.



with amazing rapidity, so that they are exceedingly difficult to study accurately.

Concerning the internal structure, I am still in much doubt. I have examined a large number of individuals from many different sources — living, fixed and stained in suitable ways, and treated with various chemicals. In properly fixed and stained individuals, I cannot convince myself of the existence of any definite structure whatsoever. I believe it is not possible, with the microscopic appliances available at the present day, to demonstrate satisfactorily the internal structure of these minute beings. The "chromatin" structures occasionally described are certainly artifacts — due to plasmolysis, or bad technique in one way or another. That is about all that can be said. Nobody has discovered — and I believe nobody can at present discover — the real structure of the smaller spirochaets.

Metachromatic granules may possibly be present, but I cannot convince myself that this is so. Living organisms stained with neutral red or methylene blue show no definite structures which a critical observer could call red granules. Similarly, organisms fixed in Bouin's fluid and stained in methylene blue (see figs. 158, 159, Pl. 16) appear a uniform blue under the highest magnifications which I have been able to use. I have occasionally encountered organisms which seemed to me to contain very minute red granules: but they are — if really present — so minute that they cannot be distinguished with precision. Errors of observation in things of this size are so great, I think, that no careful and sceptical observer would venture to dogmatize on the matter.

T. buccale is, I believe, plasmolysable.[1]) Here again, however, it is difficult to be absolutely certain. If organisms be treated with strong salt solutions (5% or 10% NaCl), then dried, fixed, and stained, they often present an appearance like that shown in figs. 110, 111 (Pl. 15). These appearances are similar to those encountered in the largest treponema, *T. termitis*, and in the large *Cristispirae*, *Pseudospirae*, etc., and may perhaps indicate that *T. buccale* normally possesses a structure like that characteristic of these larger forms. It may perhaps be inferred that the smaller treponemes, since they probably plasmolyse in the same way as the

[1]) Swellengrebel (1907), who has studied this point carefully, is of the same opinion. But I cannot admit that either his work or mine can be called a proof of the matter.



large spirochaets, are constituted in the same way, and really possess cytoplasm with a chambered structure — though this is invisible in normal individuals on account of their excessively small size. This seems to me the most plausible interpretation.

With regard to the method of multiplication, I can speak with complete confidence. The only method of multiplication is by transverse division into two. I have been able to observe this in the living organisms, and to obtain a large number of fixed and stained organisms wich show every stage in the process. I have obtained abundant and convincing proof of this matter, and simple and obvious explanations of all the so-called "stages in longitudinal division" which have been described by others.

Transverse division can be observed, with difficulty and much patience, in an ordinary hanging drop or sealed coverglass preparation: but it is much more easily seen when dark-ground illumination is substituted for the ordinary transmitted light. Under favourable conditions, and after a little practice, the process can be observed with precision in some detail. The first sign that an organism is about to divide is the appearance of a faint break towards the middle of the body. This gradually widens, and soon appears as a constriction — becoming later a drawn out connecting filament, which subsequently snaps. The newly formed ends of the daughter individuals are therefore sharply pointed after division. The whole process may be compared with the drawing out of a glass rod in a flame. Division is completed in a few minutes — usually about five, under suitable conditions. Throughout the whole process the organisms remain very actively motile, so that observations are not easy to make. Division is not accompanied by incurvation such as occurs in *Cristispirae.*

In stained preparations, all stages may be easily found. Fig. 173 (Pl. 17) shows an early stage in division, in which the appearance of a break is seen in the middle of the organism. Fig. 176 is a similar stage. The substance connecting the two daughter individuals can hardly be distinguished. Figs. 174 and 177 show later stages, in which the daughter individuals are beginning to draw apart. Figs. 175 (Pl. 17) and 159 (Pl. 16) show the final stage just before complete separation of the two new daughter spirochaets. The method of division appears to be closely similar to that seen in *T. termitis,* but of course everything is on a smaller scale.

In living organisms I have never seen the slightest indication of a longitudinal division. It is, no doubt, possible to interpret

certain appearances as stages in such a process, but no good observer could fall into such an error. In stained preparations, and especially in Löffler or Giemsa preparations, appearances strongly suggestive of longitudinal division may sometimes be seen. Obvious explanations of these may easily be obtained from a study of living and well fixed and stained specimens.

Organisms which have been dried before fixation often present abnormal and unusual appearances. They become deformed in various ways, adhere together in various ways, and are not seldom folded or twisted upon themselves. When stained by an impregnation method on top of this, no great powers of imagination are required to realize that appearances which suggest longitudinal splitting are to be found. If dried and fixed organisms be carefully stained by Heidenhain's method, the real nature of the "longitudinally dividing" forms can nearly always be discovered. I have figured a few individuals which will explain what I mean more clearly than a long description. Fig. 180 (Pl. 17) shows two organisms which are intertwined. If these were heavily impregnated with stain, they might easily be interpreted as showing the first stage in longitudinal splitting. Figs. 181 and 182 show individuals which are bent or twisted on themselves. These might very easily, after Löffler staining, have the appearance of a later stage in longitudinal splitting. Fig. 183, finally, shows two organisms in close apposition at one point — and not one organism towards the completion of longitudinal division. Many other figures could easily be drawn from some of my preparations to show similar stages. Deep staining with Giemsa's stain, or heavy impregnation with Löffler's stain or one of the silver impregnation methods, would completely overshadow and conceal the real nature of these forms. Conclusions drawn from such preparations are worthless on such a point as this. Who could ever be convinced that longitudinal division occurs, after examining only Löffler preparations in which the organisms may appear of any thickness up to about three times that which they really possess?

I can state with absolute confidence that *Treponema buccale* divides transversely. There is absolutely no good evidence, either from my own work or from that of any other observers, that longitudinal division ever takes place.[1]) A point of importance in this

---

[1]) My conclusions in this respect are in complete accord with those of Swellengrebel (1907) and Zettnow (1906), and opposed to those of Hoffmann and Prowazek (1906), Mühlens and Hartmann (1906) and others.

connexion I must again recall. Different individuals vary in length from 7 μ to more than twice that length: they are, however, of nearly constant thickness. This fact alone would indicate that transverse and not longitudinal division must occur. When taken in conjunction with the observations (e. g. on the living organisms) given above, it seems too obvious to mention: but on the supposition that longitudinal splitting occurs, the fact becomes at once inexplicable and contradictory. I have already had to point this out in the case of the *Cristispirae*, in the present paper and on an earlier occasion.

8. *Treponema dentium.*[1])

I shall use this name for the smallest species of *Treponema* which is found in the human mouth. It is a very common organism, and has been described already by many workers. I shall therefore — as in the case of the preceding species — confine my description chiefly to one or two important points in connexion with the life-history and structure.

The general form of the body in *T. dentium* has been often described. I would merely call attention to the following points. The length varies from about 4 μ to as much as 18 μ — the average being about 10 μ (see figs. 160—168, and 184 a, b, Pl. 17). Very short forms are occasionally found, which are only about 3 μ long (figs. 162, 163), but these are unfrequent. The thickness is — so far as I can judge in such small organisms — fairly constant and approximately 0,2 μ. As in the case of *T. buccale*, LÖFFLER's flagellar stain produces very misleading results.[2]) After this stain different individuals in the same preparation may measure anything from about 0,25 μ to as much as 0,5 μ in breadth (see figs. 104—106, Pl. 15): moreover, they often appear irregular and distorted — the same individual being thick in one part, thin in another. Measurements of the width are extremely difficult to make. They may be

[1]) This is the organism usually called "*Spirochaeta dentium* KOCH". As explained on p. 152 (footnote) KOCH is not responsible for this name, but I have retained the name *dentium* and referred the organism to the correct genus because it seems the most convenient course to adopt. KOCH (1877) calls a spirochaet — but it is not certain which species — merely "Spirochaete des Zahnschleims", and appears to think it is the same as those described by COHN in 1875. The latter appears to think that they are the same as *S. plicatilis*.

[2]) Several text-books give quite an incorrect idea of the size of this organism in consequence. This method appears to be much used for studying this form, as it "magnifies" it considerably.



most suitably made on organisms killed in osmic "acid", which preserves the form and size of the living organisms quite well.

I believe that *T. dentium* is, like *T. buccale,* devoid of flagella and a crista, and is cylindrical — not ribbon-like. On all these points however, I am still in doubt. I do not think it possible to decide such matters in the case of organisms of such excessively small size. Similarly, concerning internal structure, and plasmolysis. After much labour and prolonged observation, I can only say that I have been unable to reach any definite conclusions. But I may add that I do not credit any statements regarding these points which other workers may be confident enough to make. All the organisms which I have examined alive, or after proper fixation and staining, appear internally uniform throughout. They are pink after GIEMSA staining, black after HEIDENHAIN (see figs. 160—168).

It may be noted that the spiral is much more regular in this form than in *T. buccale,* when observed in the living organism. After fixation, however, it often becomes much modified. Fig. 168 gives a good idea of the nature of the spiral in a normal individual. The ends are always, I believe, sharply pointed: clubbed or rounded ends are sometimes seen in dried organisms, but not as rule in life.

Division is transverse, and can be seen without much difficulty in the living organism — in spite of its very small size — with the aid of dark-ground illumination. I have watched it on many occasions, but have not been able to make out any details of the process. Dividing forms in stained preparations have the appearance shown in figs. 165 and 166. I have never seen any indication of longitudinal division in living organisms. No incurvation occurs.

Everything that has been said about the supposed "longitudinally dividing" forms of *T. buccale* applies with equal force to *T. dentium* It will perhaps be unnecessary to reiterate what I have already written. It should be borne in mind, however, that the smaller the organism, the more likely are observational errors to occur. Evidence of longitudinal division based on LÖFFLER preparations is valueless in a thing of this size. Here, as always, the only sure way to obtain exact knowledge is to observe living organisms first, dead ones afterwards. [1])

I have sometimes been in doubt as to whether there are not really two different species included under the name *T. dentium.* Sometimes

---

[1]) MÜHLENS and HARTMANN (1906), who describe longitudinal division in this form, have obviously been led into error — in company with many others — by inattention to this most important point.

there appear to be two different-sized forms — a thicker (fig. 184 b) and a thinner (fig. 184 a). I think it probable, however, that these apparent differences are due to differences in staining, for I have not been able to distinguish two forms in living and unstained specimens. Yet in view of the minute size of these organisms, I cannot arrive at a definite conclusion on this point.

My chief results from work on these organisms are therefore these: *T. dentium* certainly multiplies by transverse division into two, but it is too minute for any certain knowledge of its internal structure to be obtained.

9. *Treponema intermedium* n. sp.[1])

I propose this name for the human mouth *Treponema* which is intermediate in size between *T. buccale* and *T. dentium*. It is a very common form, and may often be found in company with either or both of these other species.

This organism is in almost every respect identical with *T. buccale*. It differs from this only in being of a slightly smaller size. The length is about 6 μ—14 μ, the breadth approximately 0,25 μ. The ends usually appear more rounded than those of *T. buccale* (fig. 184 c), but this difference is not always easily discerned. *T. intermedium* generally has an even looser and more irregular spiral than *T. buccale*, but this also is not constant.

I have made many observations upon these forms; and to avoid repetition, I will merely say that everything which I have said concerning structure, movements, division and plasmolysis in *T. buccale* is equally applicable to *T. intermedium*. I have observed transverse division in the living organisms, and am in doubt regarding the internal structure. I have given no figures showing division, etc. as the figures of *T. buccale* are exactly similar, save in that they are very slightly too large for *T. intermedium*.

When all three forms occur together in the same preparation, it is usually not very difficult to distinguish them from one another. When *T. dentium* is accompanied by only one of the other forms, I have often found it extremely difficult to decide whether this is *T. buccale* or *T. intermedium*. The only sure way is to make exact measurements, but these can only be obtained with difficulty.

---

[1]) See footnote, p. 152. This organism appears to be the same as that which HOFFMANN and PROWAZEK (1906) call the "mittlere Spirochätenform". As far as I am aware, it has not yet been named by anybody.



I am by no means satisfied that there are but three species of *Treponema* in the human mouth. I have been able to distinguish only three forms, but it is quite possible that there are more. It is also possible that these three forms — *T. buccale*, *T. intermedium*, *T. dentium* — are really forms of one species. After working on these organisms for a long time, I think that this is unlikely: but I think the matter is very far from being established either way.[1])

D. *Saprospira.*[2])

I have studied a single species belonging to this genus, and I have been able to investigate it in considerable detail. As I believe it to be different from the other known species of the genus, I propose to call it:

Saprospira flexuosa n. sp.[3])

I have found this organism in cultures of freshwater Cyanophyceae obtained from the River Granta at Cambridge. I have found it in only one place, and on only one occasion. The organisms lived well and multiplied considerably in my laboratory cultures, so that I was able to study them continuously for more than a

[1]) Zettnow (1906) says there are more than five species. Hoffmann and Prowazek (1906) and Mühlens and Hartmann (1906), however, recognize only three species — in agreement with my observations. It is not without interest in this connexion to note that two of these species have been successfully cultured — *T. dentium* by Mühlens, *T. intermedium* by Rapaci (1911). *T. buccale*, as far as I am aware, has never been grown in pure culture on artificial media. Gerber (1910) names no less than six species of spirochaet from the human mouth and nasal cavities: but I find it absolutely impossible to identify these with my three forms. The method of fixation is not given, and the width of the different species is not recorded. It is interesting to note that Werner (1909) has found two species of *Treponema* — similar to *T. dentium* and *T. buccale* — inhabiting the human intestine.

[2]) *Saprospira* Gross 1911. Two marine organisms have been placed in this genus by Gross. Although my interpretation of the structure of these forms is not the same as that of Gross, there can be no doubt that they all belong to the same genus.

[3]) Gross has given a good account of the two marine forms *S. grandis* and *S. nana*. As *S. flexuosa* is in many respects closely similar to *S. grandis*, much of my description is therefore very similar to Gross's. I may point out, however, that I discovered and investigated these organisms before the appearance of Gross's paper, so that all the observations here recorded have been made quite independently.



month. I discovered by accident that they thrive particularly well in cultures containing a small quantity of H_2S — as is the case with the freshwater *Spirochaetae* which I have already described (see p. 130). They were always accompanied by a large number of other Protista. I made no attempt to isolate them in pure culture.

Saprospira flexuosa is a colourless, motile, flexible organism, with a very regular spiral form (see fig. 20, Pl. 13). The length varies considerably in different individuals — as also the number of turns to the spiral. The smallest individuals consist of less than one complete turn, and are between 3 μ and 4 μ in length (fig. 42, Pl. 14). The longest individuals attain a maximum length of about 50 μ, and consist of about 16 turns. The breadth of all organisms is constant, and is approximately 0,8 μ. These measurements apply to living organisms. In fixed and stained specimens, the length may appear somewhat greater, as the spirals are often stretched as a result of fixation. In living organisms the diameter of the spiral is about 2 μ; the distance between the summit of one turn and that of the next one to it about 3 μ. The corresponding measurements in fixed organisms are not constant, for the reason just given. [1]) As a rule, accordingly, the diameter of the spiral in these tends to diminish, the distance between the turns to increase.

The ends of the organisms are rounded (fig. 20, etc.), and neither polar caps nor terminal flagella can be seen during life. In optical transverse section, the body is round. No crista or similar organ can be seen. The only internal structures which can be seen clearly in the living organism are a number of very refractive granules (cf. fig. 20). I shall discuss the nature of these later.

As far as I can determine, no colouring matter (e. g. phycocyanin) of any sort is present in *S. flexuosa*. Living organisms, examined with good illumination and apochromatic objectives appear quite colourless and transparent.

Movements. — The movements of *S. flexuosa* are peculiar in several respects, and as I think they are of importance, I shall describe them in some detail. [2]) They consist essentially in rotation,

---

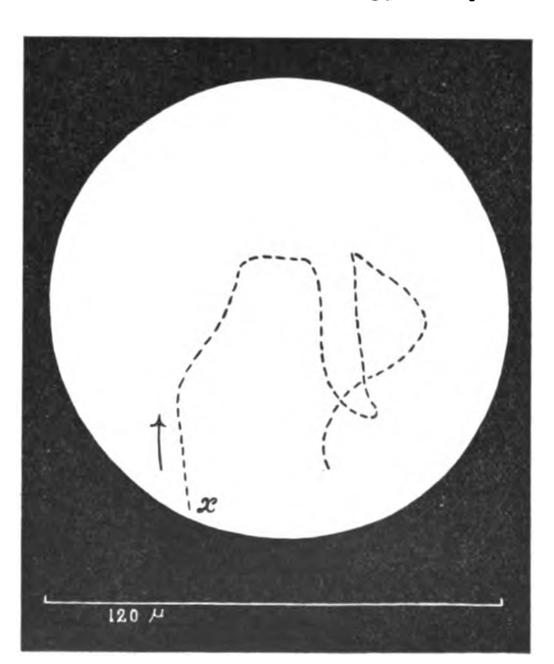
[1]) GROSS (1911) gives the "average length of full grown individuals" of *S. grandis* as 100 μ; the distance between the turns as 6 μ—6,5 μ. That is to say, it is more than twice the size of *S. flexuosa* in these respects. In width, however, it appears to be the same —0,8 μ. These, and the difference in habitat, are the chief points which have caused me to create a new species for the form under consideration.

[2]) This is all the more necessary as GROSS (1911) has given a very inadequate account of the movements of his forms. He merely notes that *S. grandis* rotates,

translation and flexion — generally performed simultaneously. Although they are never performed with great rapidity, they can hardly be called very slow.

The rotation movement is screw-like, resembling that of *Spirilla*, but executed more slowly. It always accompanies locomotion, which is never rapid. Some idea of the nature of this latter movement can be gained from the accompanying text-fig. A, which requires a brief explanation.

S. flexuosa, like all other spirochaets, displays no antero-posterior polarity — it moves "backwards" or "forwards" apparently with equal ease and frequency. The diagram shows the path followed by one end of an individual (the anterior, for the time being) during 18 minutes, as seen in the field of the microscope under the 2 mm apochromatic objective with compensating ocular 8. The organism started from the point x, and travelled in the direction of the arrow. After 18 minutes, the organism began to move with the opposite end in advance, and the record was stopped. A diagram of this sort is, of course, not at all accurate in many ways, as the organism was constantly bending and thus moving the "anterior" end out of the track. These zig-zag movements about the path have been smoothed out of the track as shown in the diagram. This serves to show, however, that the distance travelled by the end during 18 minutes is about 250 μ. The organism selected was a short one

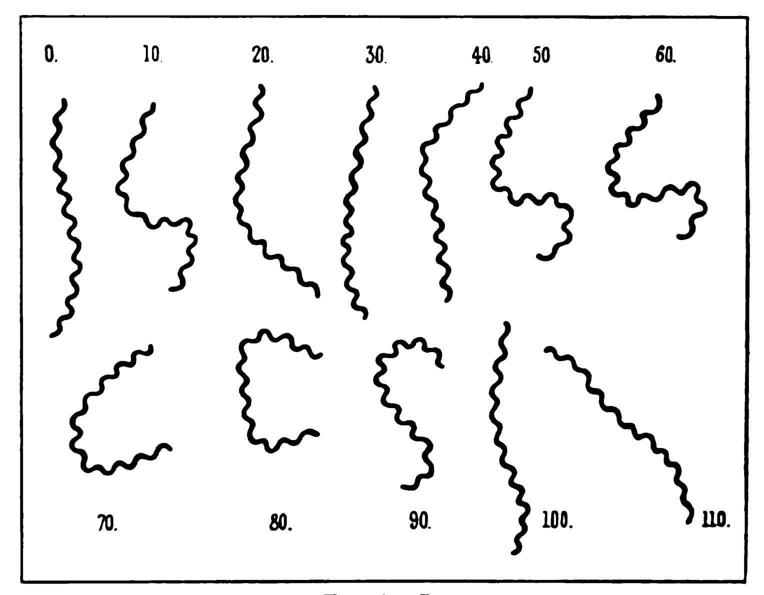


Text-fig. A.

bends, and glides like an oscillatorian. All these movements are said to be very slow, and not to be comparable with the active movements of a *Cristispira* or *Treponema*.

consisting of about 5 turns, so that the effect of the flexion movements was not so marked as in longer individuals. It will be evident from the foregoing facts that this individual required rather more than 1 min. to travel a distance equal to its own length. This is rather rapid movement for *S. flexuosa*: most other individuals which I have measured progress rather more slowly. The translatory movement itself is slow and screw-like. It cannot properly be compared with the gliding of an *Oscillatoria.*

The flexion movements are frequently executed with greater rapidity. Some idea of them can be obtained from the following diagram (text-fig. B).



Text-fig. B.

The organism shown here was quickly drawn at intervals of 10 seconds. As it was not undergoing any appreciable amount of locomotion at the time, the lines representing its successive positions were superimposed, so that for clearness they were traced separately in making the diagram. The turns of the spiral were also added subsequently. Although a drawing such as this cannot be made with great accuracy, it gives a very fair idea of the kind and degree of flexion which occurs in a *Saprospira* during a short interval of time. (The figures represent seconds, from 0 (at the beginning of the observations) to 110 (or 1 min. 50 secs.) when the record was stopped.)

The spiral itself remains relatively constant during the performance of these bending movements. It is never seen to become markedly irregular.

I cannot discover any special means by which the movements are brought about. No crista is present, and as far as I can determine, flagella are absent. In organisms stained by LÖFFLER's method (fig. 115, Pl. 15) the ends are smooth and round: there is no sign of terminal flagella like those of *Spirilla*, and I have seen nothing to indicate that there are cilia on the general surface of the spiral. All the movements appear to be accomplished by the body as a whole, without the aid of any special locomotory organs.[1])

Internal structure. — In the living organisms, no definite protoplasmic structure is visible: there is no clear indication of the existence of transverse septa dividing the spiral into chambers.[2]) The only structures distinctly visible inside the organism are the refractive granules to which I have already alluded. Intravital staining with neutral red or methylene blue colours these granules red. After fixation in BOUIN's or SCHAUDINN's solution they also stain red with methylene blue (see figs. 117, 118, Pl. 15). There can be little doubt that they are metachromatic granules similar to those of other bacteria etc. As usual, they may be stained deeply by iron-haematoxylin, but they readily give up their colour in the process of differentiation, so that in such preparations they are invisible or only occasionally to be seen.[3]) In living organisms they are invariably present, though they vary in numbers and distribution in different individuals.

Saprospira flexuosa may be easily fixed by any of the good fixing agents — e. g. the solutions of BOUIN, SCHAUDINN, FLEMMING, HERMANN, etc. Subsequent staining, if carefully done, always produces the same appearance in the protoplasmic structure. The organisms appear chambered, like a *Cristispira*, from end to end (see figs. 38, 39 [Pl. 14], 185 [Pl. 17], etc.). The protoplasmic chambers are of fairly constant size. They are nearly as broad as long, and there are about 6 in one complete turn of the spiral (see fig. 39). They may be stained by a variety of stains — e. g. HEIDENHAIN, DELAFIELD,

[1]) GROSS (1911) does not mention any organs of locomotion in his two species. Presumably he did not observe any.

[2]) GROSS (1911) says the chambered structure of *S. grandis* is visible in the living organism.

[3]) This perhaps explains why GROSS records no metachromatic granules in his organisms.

borax carmine, safranin, methylene blue etc. The transverse septa separating the chambers are not always distinctly seen. They are often very faint in parts of a spiral, and in some spirals not to be seen at all. Whether this is due to their absence or to unsuccessful staining in all cases, I am not able to decide. The latter alternative seems to me the more probable. But at no time are the transverse septa so distinct and obvious as to lead me to suppose them to be cell-walls,[1]) dividing the spiral into a chain of separate cells. Deeply stained individuals (e. g. fig. 117) show no chambered structure. If the colour is carefully extracted (fig. 118) the chambers become more or less distinctly visible. If still more stain is extracted, they become invisible again.

The metachromatic granules appear to lie in the walls of the chambers — i. e. in the transverse protoplasmic septa (cf. fig. 118), as in *Pseudospira* and other forms.

I have endeavoured to discover whether any (? nuclear) granules are present surrounding the transverse septa, as in *Cristispirae* and some other forms. But although the appearances occasionally observable (cf. fig. 39, Pl. 14) suggest that this is so, I have not been able to reach any definite conclusion. The granules, if present, are so small that they cannot be very conclusively demonstrated. Their existence is rather to be inferred from analogy with other forms.

It seemed to me that some light would be thrown upon the nature of the internal structure by studying the behaviour of plasmolysed organisms. Accordingly, I made experiments with salt solutions of various strengths, but with unexpected results. *Saprospira* plasmolyses in a peculiar manner, which may now be described.

If a *Saprospira* be placed in 5 % or 10 % NaCl solution, it immediately ceases to move. It appears to become slightly swollen, and then suddenly develops several "blisters" at different points along the spiral (see fig. 138, Pl. 16). The delicate and apparently elastic membrane surrounding the body swells up in the form of a globule, leaving the protoplasm at one side. The appearance presented is well shown in fig. 138. Usually two "blisters" are formed, one at either end, and a third is frequently developed somewhere towards the middle of the body. Occasionally, in long individuals four or five such blisters can be seen. The protoplasm in the centrally placed ones frequently appears to disintegrate (cf. fig. 138). When

[1]) This is Gross's interpretation of the chambers in *S. grandis* and *S. nana*, which he regards as multicellular filaments.



I first made an attempt to plasmolyse these organisms, I was greatly surprised to see them assume this form. But subsequent experiments have shown me that this is the usual method of undergoing plasmolysis not only in *Saprospira* but also in some other forms to be described later.

The fact that *Saprospira* plasmolyses in this peculiar manner may not seem at first sight to throw much light upon the problems connected with its structure. It does, however, establish the following points — in my opinion. First, it shows beyond all possible doubt that the spiral is invested by an extensible membrane — a membrane which is very delicate but sufficiently tough to withstand a considerable pressure from within without rupturing. Secondly, plasmolysis of this sort clearly shows that the spiral is not multicellular. If the organism consisted of a row of cells, each of these should plasmolyse separately, like the cells in a *Spirogyra* filament. This, as I have shown, is not the case. A *Saprospira* plasmolyses in much the same way that a *Spirillum* might plasmolyse if it possessed a very thin and extensible membrane — not a thick and rigid one as is actually the case (compare figs. 138 and 142, Pl. 16). The thin, elastic membrane and the flexibility of the body appear to be obviously correlated.

I may now summarize my conclusions regarding the finer structure of *S. flexuosa.* The body is invested with a thin, strong, but extensible membrane or pellicle. The protoplasm inside this possesses a chambered structure similar to that of *Cristispirae.* There are metachromatic granules situated in many of the transverse cytoplasmic septa. Granules (of a nuclear nature ?) surrounding these septa — as in *Cristispira* and some other forms — may possibly be present, but cannot be satisfactorily demonstrated.

When *Saprospirae* are dried, fixed in absolute alcohol, and stained by Giemsa's method, they do not undergo "preparation plasmolysis" in quite the same way as *Critispirae.* They do, however, undergo somewhat similar changes. Fig. 116 (Pl. 15) shows the appearance usually presented by organisms treated in this way. Vesicular swellings — such as occur in ordinary plasmolysis in this form — are not produced. The spiral is flattened, but otherwise preserves its outline. Some of the metachromatic granules are stained, others are not. (This is often the case with metachromatic granules in other forms.) The internal chambered structure is more or less broken down, giving rise to the appearance of granules, irregular masses, and sometimes short spiral threads of "chromatin". The

whole organism is generally coloured red — due, I believe, to the pellicle taking up the red colouring matter strongly. It will be seen that the appearance of these forms is similar to, but not quite identical with, the corresponding forms of *Cristispirae* (cf. figs. 116 and 99).

Division. — *S. flexuosa* reproduces by a process of multiple transverse division. This is the only kind of multiplication which I have observed.

Division takes place in long spirals only. It begins in the manner shown in fig. 40 (Pl. 14), by a regular series of breaks appearing along the spiral. These breaks appear as pale transverse lines, one situated as a rule at the summit of each turn of the spiral, or close to this point. The breaks appear to involve the protoplasm only, as the membrane clothing the body can at first be seen to be continuous over them (see fig. 40). In this manner a whole spiral becomes segmented into a number of short pieces, varying in length from about a half to one whole turn of the spiral. In this condition the organism may remain for a long time — at least three or four hours, which is the longest time I have ever kept one under observation. During this time, the whole spiral remains quite active, performing all its usual movements. I have never succeeded in seeing the subsequent liberation of the segments of the spiral in the living organism, but I have been able to follow all stages in the process in well fixed and stained preparations. As the observations have been made on wet surface-films (see p. 125), there is no reason to suppose that the dividing forms in stained preparations are artificially produced.

Later division stages are shown in fig. 41. We see here a very long individual which is almost completely segmented into a number of daughter individuals. It will be seen that they are at first connected by the investing body membrane, but that this later becomes drawn out so as to form a delicate filament connecting two adjoining daughter individuals. These delicate connexions subsequently break, setting free the young forms, which frequently possess very darkly stained ends (cf. fig. 41 for all the stages in the process).

The short daughter individuals when first set free contain from about 3 to 6 protoplasmic chambers. They are short, comma-shaped or slightly spiral organisms (fig. 42). They move very slowly, or not at all. When they have grown longer, however, (figs. 43, 44) they move more rapidly. Forms consisting of a spiral with only two turns (e. g. fig. 44) move quite actively, and like the fully grown

forms, but with the exception that they are able to bend themselves only a little. Flexion is most marked in the longest spirals. The young forms are similar to *Spirilla* in many respects, and might be mistaken for these by a hasty observer. I have always been able to distinguish them, however, when alive; and in fixed and stained preparations their structure is usually sufficiently characteristic to mark them off from all other organisms. I have seen very many individuals of all sizes — from the shortest just divided forms, up to the longest spirals — both alive and in permanent preparations: so that I have no doubts as to the correctness of the interpretation, which I have just given, of their relation to one another and to the life-cycle as a whole.[1])

As far as I can determine, division of the protoplasm always occurs at the place where a transverse cytoplasmic septum existed. The finer details of the division of such septa cannot be made out with precision, but the process appears to be the same as that which may be seen in dividing *Cristispirae*. The delicate threads — derived from the body membrane — which at first connect the daughter individuals, very soon become absorbed or dissolved. For they are never to be detected as flagellum-like processes at the ends of the completely separated young organisms.

Although I kept cultures of *S. flexuosa* for more than four weeks, I never saw any of the individuals form spores.[2]) In old cultures the organisms became less numerous, but they appeared otherwise quite indistinguishable from the forms just described. After about six weeks, I could find no more *Saprospirae* in my cultures, even after a most careful search: and I could find no bodies which could be interpreted as their spores. This, of course, does not prove that *S. flexuosa* does not produce spores, though I have no evidence which could lead me to suppose that it does. The organism requires to be further investigated in this respect.

---

[1]) Gross (1911) describes a similar mode of multiplication in *S. grandis*. In *S. nana*, however, according to his account the young forms consist of one whole cytoplasmic chamber each.

[2]) According to Gross (1911), *S. grandis* produces spores in a very remarkable manner. Each spore is formed from a whole protoplasmic chamber. These simply become rounder, smaller, more deeply stainable, and are thus directly converted into spores. Each filament gives rise to a large number of spores, though not all the chambers appear to be capable of developing in this way. I shall have to consider this phenomenon later, but it may be pointed out here that the "spores" of *S. grandis* are quite unlike anything which is known in other bacteria.



It is to be hoped that now attention has been called to these interesting organisms, other investigators will study them. It is possible that there are many undescribed species inhabiting both fresh and salt water.

E. *Pseudospira* nov. gen.

I propose this generic name for a number of colourless free-living forms which have never been adequately described hitherto.[1]) All the species which I have investigated occur in freshwater, where they are by no means uncommon.

I have worked chiefly upon the largest form which I have been able to find. The description of this now follows.

1. *Pseudospira serpens* n. sp.

A figure of a living organism belonging to this species is given on Plate 13 (fig. 18). The body is in the form of a long, slender, and very flexible filament, which tapers very slightly towards both ends. These are always rounded. The filament is cylindrical — i. e. circular in optical transverse section. The average dimensions are as follows: length 16 μ to 66 μ, average about 35 μ; width approximately 0,8 μ in all individuals.

I have found this, or a similar, species not unfrequently in cultures of various freshwater Protista. The culture wich contained *P. serpens* most abundantly, and which furnished me with most of the material upon which the following account is based, was made from ooze and decaying vegetable matter taken with water from the River Granta at Cambridge. In addition to *Pseudospira*, this culture contained many bacteria (including a few sulphur bacteria), Cyanophyceae, diatoms, amoebae, small flagellates, ciliates, and a few shelled rhizopods and green algae. *Pseudospirae* as a rule live for only a few days in cultures of this sort kept in the laboratory.

Movements. — *Pseudospira serpens* moves very rapidly with a graceful snake-like motion. The body is extremely flexible, and is thrown into a variable number of waves which pass quickly along it from before backwards during progression (see fig. 18, Pl. 13).

[1]) It seems to me probable that the forms which I call *Pseudospira* are the same as those which COHN (1872) placed in the genus *Vibrio* EHRBG. as emended by him. It is impossible, however, to be certain of this, as there is no adequate description given of the structure of these organisms. The name *Vibrio*, moreover, has been given at different times to so many forms, that it is best to avoid it.



There is no differentiation of the ends into anterior and posterior — movements in the direction of the long axis of the body being equally frequent in either direction. During locomotion, the waves which pass along the body often make the organism appear at first sight to be a spiral: but careful observation shews that the body is really never a true spiral, but always a very supple and much curved rod. Rotation of the rod does not occur to any appreciable extent during ordinary locomotion. When the organism is not moving from place to place, it may be perfectly straight — like a very long *Bacillus*. But it may also bend in any direction until it is looped or doubled on itself. The ends frequently oscillate like the ends of an *Oscillatoria*, but usually much more rapidly. Individuals may frequently be seen to remain in the same place for several minutes, whilst slow, rippling waves pass from one end to the other. The movements as a whole may be most aptly compared with those displayed by a snake when swimming.

Progression is no doubt largely effected by the wriggling movements of the whole body, but there is also another means of movement. The whole organism is covered very completely by a coat of very fine cilia, like those of many *Bacilli*. These cilia cannot be seen in the living organisms, but they can be demonstrated by staining with Löffler's flagellar stain or with iron-haematoxylin. It is almost impossible to obtain good preparations showing the cilia, as they are very numerous and nearly always entangled with many small foreign bodies. I have therefore given no figures showing the cilia — which are, I believe, most certainly present, though I have no perfect "demonstration specimens" showing them.

There is no crista or similar structure present — the body not being in the form of a true spiral. The organism is similar to the peritrichous flexible bacteria like *B. flexilis* and allied forms (cf. Dobell 1908, 1911), rather than to *Cristispira*.

Internal structure. — A living *P. serpens* appears to be colourless. The protoplasm appears hyaline, and no definite structure can be made out in it — which is perhaps owing to the very refractive membrane which invests the whole body. As a rule, a few relatively large and highly refractive granular inclusions are to be seen (fig. 18, Pl. 13). Nothing else can be seen with certainty.

After fixation and staining, the organisms have a very well-marked structure. This is invariably the same after fixation with any good fixing solution and after suitable staining with a large number of different stains. I have chiefly used the fluids of Flemming,

HERMANN, BOUIN and SCHAUDINN, and pricro-aceticc, acetic-alcohol, and sublimate-acetic for fixation: and for staining, chiefly HEIDENHAIN's iron-haematoxylin, DELAFIED's haematoxylin, GIEMSA's stain, and methylene blue.

The protoplasmic structure is very similar to that of *Cristispira veneris*: that is to say, the organism is divided from end to end into a single series of very definite cytoplasmic chambers or alveoli (see figs. 143, 144 [Pl. 16], 98 [Pl. 15) etc.). The transverse partitions which separate the chambers from one another are rather irregularly disposed along the organism, so that the chambers are of unequal sizes. "Dark chambers", like those of *C. veneris*, are also frequently to be seen (cf. fig. 143). The septa, or partitions, also appear to be of variable thickness.

The chambered structure of *Pseudospira* is very distinct after fixation and staining. It is particularly obvious when organisms are stained with iron-haematoxylin (fig. 54, Pl. 14) or methylene blue (figs. 98 [Pl. 15] and 143, 144 [Pl. 16]). It is far more obvious than the chambered structure in *Cristispira anodontae*, *C. spiculifera*, or *Saprospira flexuosa*. In point of distinctness it is like that of *C. veneris*. In dried and alcohol-fixed GIEMSA preparations it may sometimes be clearly seen (figs. 95, 96, Pl. 15), but as a rule individuals treated in this way are much modified. They have an appearance which is often very similar to that of *Cristispirae*. (Compare, for examble, my figures on Pl. 15 with those of *C. veneris* already published [DOBELL, 1911 a] or with GROSS's [1910] figures of *C. pectinis*.)

The refractive granules, which are visible in living organisms, are metachromatic granules. They are not invariably present, but when they are it can be seen that they occupy a position in the middle of the transverse protoplasmic partitions (fig. 98, Pl. 15). They stain red with methylene blue in a very marked manner — in spite of their very small size. In their arrangement and staining reactions they correspond exactly with the metachromatic granules of *Saprospira flexuosa* already described. It should be noted that they are often — as in *Saprospira* — invisible in iron-haematoxylin and GIEMSA preparations.

I interpret the appearances observable in *Pseudospira* as indicating that it possesses an internal structure like that which I have described in *Cristispira veneris* (see DOBELL [1911 a], p. 520 et seq.).

In dried GIEMSA preparations, *Pseudospira* often develops "chromatin" figures closely resembling those produced in *Cristispirae* after similar treatment (fig. 97, Pl. 15). That is to say, the walls of the

alveoli or chambers break down or run together to form darkly staining granules, rods, short bent or zig-zag filaments etc. These appearances are never encountered in properly fixed wet film preparations.

Plasmolysis can be easily brought about by treating the organisms with strong salt solutions. (I used chiefly 10 % NaCl.) Plasmolysis exactly like that produced in *Saprospira* occurs. The membrane separates from the protoplasm at several points, and swells out into vesicles. This very frequently occurs at the ends of the organisms — as in *Saprospira*. Very frequently, also, when a vesicle is formed away from the ends it divides the protoplasm completely across, so that what appears to be a large bubble is seen distending the middle region of the filament. As in the case of *Saprospira*, these appearances clearly indicate that the body is surrounded by an extensible membrane, and that it is not multicellular.

Division. — *Pseudospira serpens* reproduces by dividing transversely into two (see fig. 144, Pl. 16). Division occurs in the middle of the body at the place where a transverse protoplasmic septum occurs. The body is constricted at this point, until only a very slender thread remains between the daughter individuals (fig. 144), which soon separate. Details of division are difficult to make out, but on the whole, the process seems to be essentially the same as that which I have described in *Saprospira*. Division into two, however, is the only kind of division which I have seen in *Pseudospira*. The filaments never undergo a multiple segmentation as in *Saprospira*.

I have never been able to observe spore-formation in *Pseudospira*, though it is not improbable that it is able to produce spores.[1])

---

[1]) I say this because I believe *Pseudospira* is very closely allied to the flexible disporic *Bacilli* which I have described elsewhere (*B. flexilis*, etc. Dobell [1908, 1911]). I should like to point out here that *Pseudospira serpens* in its general form and method of division is very similar to *B. flexilis* and allied forms, from which it differs only — so far as I can determine — in possessing cytoplasm with a chambered structure. But a similar structure is also to be seen in the very slender disporic flexible bacillus which occurs in the newt (see Dobell [1911], Pl. 17, figs. 81, 82). It seems to me now that many of the granules in this organism are probably metachromatic granules, and the unusual "chromatin" structures seen in some individuals are probably artifacts like those produced in *Pseudospira*, *Cristispira*, etc. by drying. I therefore regard the organisms which I originally described (1911) as "*Bacilli* of modified *flexilis* form" as organisms which probably possess a chambered structure and resemble *Pseudospira*.



2. Other species of *Pseudospira*.

Pseudospira serpens is the largest species which I have so far discovered, but there are many smaller forms which seem to me to be otherwise closely similar. I have not studied these smaller forms in detail, as they are too slender for it to be possible to distinguish much structure in them. I wish here merely to call attention to their existence.

Fig. 45 (Pl. 14) shows a small *Pseudospira* which I have several times encountered in cultures of freshwater Protista. It has a breadth of about 0,6 μ—0,7 μ. It possesses an internal chambered structure, and divides transversely into two — like *P. serpens*. Its movements are exactly like those of the latter, and it is also peritrichous.

Figs. 46—48 show a still smaller but, so far as can be seen, otherwise closely similar form. A chambered structure of the protoplasm cannot be distinguished, for the organisms are not more than about 0,3 μ in breadth. There are also other forms which are even more slender, but which appear to be similar in other respects. It should be pointed out that these smallest forms are often difficult to recognise, as they may easily be mistaken for chain-forming *Bacilli* — which may also easily be mistaken for then. There is also much difficulty in distinguishing these small *Pseudospirae* from some of the forms which are to be described in the next section (vide infra). The method of division has been my chief criterion in judging of the nature of these very minute filamentar forms. And it is not by any means impossible that there are forms which may multiply by both transverse bipartition and multiple transverse division. Though many of these small and flexible filamentar forms are doubtless of interest, their investigation has been to me — and is likely to be to others — a profitless piece of work. The largest forms are naturally the most likely to yield definite results.

F. *Certain filamentar Bacteria.*

In this section I shall describe some colourless filamentar Bacteria from freshwater. There is one group of such forms which is of considerable interest in connexion with the Spirochaets. Although I have found several sorts of these organisms — of different sizes — and have studied the largest in some detail, I am at a loss how to name

them.[1]) They can hardly be placed in the genus *Bacillus*, and they do not appear to belong to any of the named genera of Trichobacteria. But regarding the morphology of these forms, there is so little accurate information to be obtained from the literature, that I think it best to use the rather vague name which heads this paragraph.

A description of the smaller forms may be omitted, as they appear to be essentially the same as the largest forms which I have studied. This organism — or a similar form — has been obtained in cultures of freshwater Protista. It is by no means uncommon, but usually present in very small numbers. The largest amount of material was obtained from a culture of *Oscillatoriae* and other organisms from the River Granta at Cambridge.

The filaments of this bacterium attain a great length, but are very slender (see fig. 136, Pl. 16). I have found some of them over 400 μ in length, but as a rule they are not more than about 200 μ, and much shorter forms are common. The width is about 0,7 μ. In the living filaments, there are no transverse septa visible, nor have I been able to demonstrate such structures by the use of various reagents (H_2SO_4, NaOH, etc.). They can hardly be regarded, therefore, as chains of short *Bacilli*.

The living filaments move slowly and stiffly. They are able to bend considerably (cf. fig. 136), but they do so very slowly. They always give me the impression that they are too long and unwieldy to perform anything but the most sluggish movements. I have not been able to obtain any successful Löffler preparations of these organisms, but in very intensely stained Flemming-Heidenhain films they are seen to be surrounded by a finely striated halo. I infer — from a study of such organisms — that these bacteria are clothed with very fine cilia all over.

On fixing and staining the filaments, they are seen to possess cytoplasm with a distinct chambered structure, like that of *Cristispira*, *Saprospira* and *Pseudospira*. The chambers vary in size, and some of the transverse septa stain more deeply than others (see fig. 136). Fixed and stained specimens do not show any signs of segmentation: that is, they never appear — except when undergoing multiplication — to be composed of chains of separate individuals. I have never seen metachromatic granules is any of the filaments — the

[1]) Probably some of the forms called *Vibrio* Ehrbg. by Cohn (1872) are organisms similar to these: though this name — as used by Cohn — probably included also the forms which I have called *Pseudospira*.



chambered protoplasm being the only visible internal structure. But it is possible that they sometimes occur.

When placed in 10 % NaCl solution, the filaments develop globular "blisters" like those produced in the same manner in *Saprospira* and *Pseudospira*. But I have not been able to make an extended series of plasmolysis experiments, owing to the small amount of material which I have obtained.

Multiplication is effected by the filaments breaking up into a large number of very short bacillar forms (fig. 137). The length of these is from about 2,5 μ to 5 μ. These young forms possess a chambered cytoplasmic structure like that of their parent filament. In division, the protoplasm first breaks across, and the membrane is subsequently constricted over the ends (fig. 137 shows a number of stages) in a way which is very like what happens in *Saprospira flexuosa* (cf. fig. 41). These young forms presumably separate, and subsequently grow into long filaments again. I have not succeeded in seeing this in the living organisms, and infer it from the fact that free bacillar forms and filaments of all lengths — all possessing a chambered structure — can be found in fixed and stained preparations.

Although my observations on these forms are fragmentary, this much at least seems certain: the filaments possess a chambered structure, and reproduce by multiple transverse division — a large number of short bacillar forms being thus produced.

G. *Spirillum.* [1])

In an earlier paper (DOBELL 1911) I have described and discussed the structure of the spirillar forms of *Bacteria*. To this description I have now something definite to add, which is of importance for the problem with which I am now concerned. There are several *Spirilla* whose structure I have determined but not yet described, and I wish also to amplify the account, which I have already published, of some other forms. In the next few pages, therefore, I shall describe certain features of certain "species" of *Spirillum*. The forms — or some of them — may possibly have been named already, but their structure has certainly not been properly described. Hence it is almost impossible to attempt to name them, as I have not grown

[1]) *Spirillum* EHRENBERG. This name, by definition, can only be used for the spiral forms of bacteria which are rigid.

any of them in pure culture on artificial media.[1]) My descriptions, therefore, are of certain common but at present nameless forms which have been studied in their natural environment.

I shall describe more or less completely five different forms of *Spirillum* — two from freshwater, and three from the hind-gut of the cockroach. To the *Spirilla* from the cockroach I have devoted much attention, but have encountered so many difficulties in one way and another, that my researches in this direction are not yet finished. I hope to be able to publish before long a full account of the structure and life-histories of all the spirillar forms (there are at least five different "species") which inhabit the gut of the cockroach.

1. Large *Spirillum* from Freshwater.

This organism has been found on several occasions in cultures of freshwater Protozoa and Cyanophyceae. It occurred abundantly in a culture of *Oscillatoriae* which were taken from the bottom of the River Granta near Grantchester (Cambridge). Most of my observations were made on this material.

The organisms are rigid, active, typically-moving *Spirilla*, easily distinguished from most other forms by their large size. The spirals are strongly curved (cf. fig. 152, Pl. 16), and may consist of three turns or less — down to rather less than one complete turn. They vary in length from about 30 μ to 6 μ accordingly. (The longest individuals are usually incompletely divided into two or four daughter individuals — vide infra.) The width of the living organism is approximately 1,25 μ.

It can be seen in living organisms and in deeply stained Heidenhain preparations, that both ends bear a single long and slender flagellum (fig. 152) — these two flagella constituting the means of locomotion. The ends stain deeply, and are rounded. No organ comparable with a crista is present. The body is circular in optical transverse section.

The interesting feature of this large *Spirillum* is its internal structure, which can be very distinctly demonstrated in well fixed and stained specimens — owing to their large size. It is not easy to see the internal structure in living organisms: for they move

[1]) My reasons for not doing so have been given elsewhere (Dobell 1911). The naming of these "species" is not a matter of great importance for my present purposes. I desire merely to show that certain forms of *Spirillum* with certain structures exist.



unceasingly as long as they are normal, they possess a thick and highly refractive investing membrane, and are often filled with metachromatic granules. Another difficulty is this, — the living organism is in the form of a perfect spiral which is rather closely wound. The internal structure is therefore much more easily seen in fixed and stained preparations, which are not only at rest but also as a rule much flattened and extended — the structures being all brought into nearly the same plane. As far as I am able to determine, however, the living organism shows — albeit less distinctly — all the features which characterize stained specimens. Indeed, it was the appearances observed in the living bacteria which led me first of all to make a careful cytological study of them.

This *Spirillum* possesses a remarkably distinct chambered structure (figs. 152—156, Pl. 16), which appears the same in individuals fixed in FLEMMING's fluid, in SCHAUDINN's sublimate-alcohol, or BOUIN's fluid. HEIDENHAIN's iron-haematoxylin has given the sharpest staining — and indeed no better stain could be desired. From end to end the organism consists of a single row of cytoplasmic chambers, or alveoli (see fig. 152), which are exactly like those of *Cristispira veneris* and some other spirochaets. If the organisms are deeply stained with iron-haematoxylin, the chambers appear thick-walled (fig. 152): if they are strongly differentiated, the chamber walls appear very delicate, and tiny granules can be seen at the points where the transverse partitions meet the body wall (fig. 153). In organisms from which the stain has been moderately extracted, intermediate appearances are seen (figs. 154, 156). In very sharply differentiated organisms, it can be seen with great clearness that the structure is the same as that which I have described in *Cristispira veneris*. Surrounding each transverse cytoplasmic septum a ring of darkly staining granules is present (see fig. 151), which can easily be seen by careful focussing. Seen from the side, of course, this ring of granules presents the appearance of a dark transverse bar with one granule more or less distinctly seen at each of its ends (figs. 152, 154, 156, etc.).

The darkly stained granules vary considerably in size, but this appears to be due entirely to the way in which they are stained. They are probably extremely small — as in organisms from which the stain has been strongly extracted (fig. 153) — and appear larger and larger as the depth of staining increases, owing to the stain being deposited in or upon them. I believe the granules are probably of a nuclear nature — that they represent a modified form

of the chromidial nucleus.[1]) But proof of this is wanting. All that can be said with certainty is that the granules exist, and occupy the position which I have described. The chambered structure of the cytoplasm and the arrangement of the granules are so easily seen in well fixed and stained individuals, that they can be directly observed with precision and are not merely a matter of interpretation.

In dried specimens which have been fixed in absolute alcohol and stained with GIEMSA's stain in the ordinary way, the internal structure is much modified. The chambers break up, and the granules disappear in the cytoplasm, producing "chromatin" bars, granules, zig-zag filaments, etc. exactly like those produced in *Cristispirae*, *Pseudospirae*, etc. by similar treatment (see fig. 101, Pl. 15). Occasionally, however, the normal structure can be seen in organisms in such preparations (fig. 102). The granules in these cases are seen to be coloured red like chromatin.

Many individuals, as I have already noted, contain metachromatic granules. These are often very numerous, and of very large size, and occupy so much room in the organism that the structure of the protoplasm is completely obscured (cf. fig. 157, Pl. 16). The metachromatic granules are absent, however, in many individuals; so that my description so far has been confined to those individuals which do not possess them, as the structure in these is much more distinct. The granules show the usual staining reactions of "volutin" — being stained red with neutral red (intravitally) and red with methylene blue, thionin, or DELAFIELD's haematoxylin. In organisms fixed in BOUIN's fluid, without drying, and then stained with methylene blue, the red granules can be seen to lie in the transverse protoplasmic septa (fig. 103, Pl. 15) — exactly as they do in *Saprospira*, *Pseudospira*, etc. (cf. figs. 98 and 118). The granules stain red with GIEMSA's stain, black with HEIDENHAIN: but with the latter they behave in the usual way, giving up their colour very readily on differentiation in the iron alum solution. In most preparations, therefore, they appear greyish or whitish (fig. 157, Pl. 16) — the grey colour being often limited to the periphery of the granule. An appearance which falsely suggests a chambered or alveolar structure of the protoplasm may be thus produced (see fig. 157). As a rule, the colourless metachromatic granules can be recognized by their refringence, but this is not always easy in the case of organisms mounted in balsam.

[1]) DOBELL (1911a and 1911).

These large *Spirilla* divide in the usual way into two, by transverse division (fig. 155). The very long individuals, however, are seen to be composed of two or four incompletely separated shorter individuals (fig. 156). These very long forms, with their chambered structure, and not always obvious segmentation into a chain of short individuals, are — in stained preparations — curiously similar to *Cristispirae.*[1]) These compound individuals when alive can often be seen to bend or "give" slightly at the joints — which sometimes makes them appear to be flexible. No true flexion, however, can ever be seen in these organisms.

2. Small *Spirillum* from Freshwater.

This is a slender species of *Spirillum* which I found in company with the form just described. Its length is from about 8 μ to 20 μ, and its breadth is about 0,6 μ. It is always in the form of a much extended spiral (see fig. 146, Pl. 16).

This organism is rigid, moves in the manner typical of spirilla, and divides transversely. The only point of special interest is its internal structure. No metachromatic granules are visible in it. After fixation in FLEMMING's fluid, SCHAUDINN's fluid and various other fixing agents, the protoplasm is seen to possess a very distinct chambered structure (figs. 145, 146). The chambered structure appears to be exactly like that of the *Spirillum* just described in the preceding section, though of course on a smaller scale. The protoplasm is always of the chambered type — the alveoli, or chambers, being arranged in a single regular row, and never being irregularly distributed.

These two spirillar forms — the large and small freshwater forms – are the only two which I have found to possess this completely chambered structure as a constant feature. I have not seen spore-formation in either. It would be very interesting to know whether they form spores, and if so, how they do it.

3. *Spirilla* from *Stylopyga orientalis.*

In this section, I shall add a few notes on three different spirillar forms of bacteria which occur in the hind-gut of the cockroach (*St. orientalis* L.). For convenience of description I will call these forms α, β and γ.

[1]) Compare, for example, fig. 156 (Pl. 16) with some of GROSS's (1910) figs. of *Cristispira pectinis.*



Form *α*. — This is the largest species of *Spirillum* which I have ever found in *Stylopyga*. It varies in length from about 5 *μ* to 16 *μ*, and the spiral may possess from one to as many as three complete turns. Such very long forms are uncommon. In width, the organism measures about 1,7 *μ*, but sometimes appears even thicker in stained preparations. The spiral is closely wound, and the pellicle exceedingly thick. The latter takes up many stains (e. g. iron-haematoxylin) very strongly, and consequently it is not easy to obtain uniformly stained and well differentiated individuals in permanent preparations.

In many — but not all — individuals, there is present a curious thickening of the membrane in the axis of the.spiral. This structure I shall call the axial fibre.[1]) It appeare as a darkly stained band or thread, occupying a position comparable with that of the newel of a spiral staircase (see fig. 52, Pl. 14). The thickness of this axial fibre varies. It is sometimes hardly distinguishable, sometimes in the form of a very slender thread, sometimes in the form of quite a thick rod. It is not to be seen, as a rule, in very short individuals.

The protoplasmic structure as a rule is like that of *S. monospora* and the following form (form *β*, already described [Dobell 1911] as the "large *Spirillum* from *Stylopyga*"). That is, the cytoplasm has an irregular alveolar structure, with a few deeply staining granules at the nodes (fig. 52). One alveolus, as a rule, does not extend right across the spiral, — in other words, the alveoli are not usually in a single row along the organism. But occasionally in long organisms, the whole or the greater part of the organism may contain a single row of cytoplasmic alveoli. (See fig. 51, which shows an organism with a single row of cytoplasmic alveoli throughout its whole length, with the exception of the extreme upper end). In such forms, the darkly staining granules also occupy the "nodes" of the alveolar walls — that is, they are placed at the points where the transverse partitions join the body wall. The protoplasmic structure, therefore, is precisely similar to the chambered structure of a *Cristispira* or many another spirochaet. And it seems clear that it is, in this case, merely a modification of the more usual alveolar structure of the protoplasm which occurs in so many bacteria.

Form *β*. — This is the *Spirillum* which I have elsewhere (Dobell 1911) described as "the large *Spirillum* from *Stylopyga*". I wish to add a few notes to what I have already said concerning its structure.

[1]) The "appendice periplastique" described in *S. giganteum* by Swellengrebel (1907) appears to be a similar structure.

Although short individuals (cf. fig. 50) possess protoplasm with the usual irregular alveolar structure, very long individuals can be found which show a most distinct chambered structure (fig. 49), which extends for a variable distance along the spiral. The chambered structure is like that of a *Cristispira.* It differs only in this — that it is a modified form of the irregular alveolar cytoplasm which is usually present. Short individuals — as I have noted — do not as a rule possess a chambered structure: but often one or two larger cytoplasmic alveoli, like chambers, can be seen towards the middle of the body (cf. fig. 50).

This form — and also the two others, *α* and *γ* — can be made to undergo plasmolysis in the manner characteristic of all *Spirilla* (fig. 142, Pl. 16). I have given a figure of a plasmolysed individual for comparison with the plasmolysed individuals of other forms which I have described.

This spirillar form shows — but in long individuals only — an axial fibre (fig. 49), lying like a newel in the axis of the spiral. It appears to be a thickening of the general body membrane or pellicle, and varies somewhat in thickness and extent.

Form *γ*. — This *Spirillum* is intermediate in size between the forms which I have called *α* and *β*. With its internal structure I am not at present concerned, but I may note that I have been studying it for some time, as it is peculiar.

The only point to which I wish to call attention is the axial fibre, which is very strongly developed in this form (fig. 53). It is present, so far as I can determine, in every individual. In HEIDENHAIN preparations it appears as a dark line passing along the axis of the spiral from end to end (fig. 53). It can be seen quite clearly that it does not lie within the protoplasm, but is a thickened part of the pellicle investing the whole spiral.

I shall reserve a full account of the structure and life-history of this and other forms from the cockroach until I am able to complete my researches on all of them.

H. *Spirulina.*[1]

For several years I have sought for *Spirulinae*, but I have succeeded in finding only a single species — though according to the

[1]) *Spirulina* TURPIN (1827) [non LINK]. The nomenclature has been fully discussed already by GOMONT (1890, 1892). I follow him in calling the non-septate spiral forms of Cyanophyceae *Spirulina*, the septate *Oscillatoria*-like forms

accounts of others these organisms are not uncommon. But I have been able to investigate this single species — *S. versicolor* COHN — in considerable detail.

Spirulina versicolor.[1])

I obtained this remarkable organism in large quantities in a marine aquarium containing a number of different animals and plants, with pieces of stone, etc., from Plymouth.[2]) The organisms occurred in company with many other forms of Cyanophyceae (Oscillatoriaceae and Chroococcaceae). All the Cyanophyceae together formed velvety, felted, mucous masses of variable colour, coating the bottom, sides and contents of the aquarium to a greater or less extent.

The occurrence of *Spirulina* in these felted layers was somewhat peculiar. In the early part of the year, examination of various parts of the aquarium showed the presence of several *Oscillatoriae* and a large *Lingbya.* Later, *Spirulina* was found in very small numbers among these forms. During the greater part of the summer it increased enormously, — so that at one time (July) the matted, velvety masses of Cyanophyceae consisted almost entirely of *Spirulina.* Later in the year, the *Spirulina* gradually disappeared, until in late autumn only a very few trichomes could be found after long and careful searching. The masses of Cyanophyceae at this period consisted chiefly of a *Trichodesmium* and several species of *Oscillatoria* and *Lingbya.* I do not know how *Spirulina* was introduced into the aquarium in the first place. I did not encounter

---

Arthrospira. There is certainly a considerable difference between these two forms. It appears probable, however, that the correct name — according to the rules — of *Spirulina* is really *Spirogyra* LINK. As this name has been so long in use for the common green alga familiar to everyone, it would merely lead to confusion to revert to this name now. LINK appears — most unfortunately — to have called what appears to be a *Spirulina* by the name *Spirogyra* in 1809: and subsequently (1820) to have applied the same name to the plant which is now known as *Spirogyra.*

[1]) *S. versicolor* COHN 1865, in RABENHORST, Addenda, p. 292. See also COHN 1867 (corrected diagnosis). It seems to me not at all improbable that *S. subsalsa* OERSTED is a synonym — this "species" being merely the green form of *S. versicolor.* If this is the case, *subsalsa* is the correct name.

[2]) COHN (1867) found this organism growing in his marine aquarium at Breslau (in water from Hamburg). It originated — according to him — on tubes of *Serpula,* and subsequently spread over all objects in the aquarium — covering them with densely felted layers.

it until about a year after the first filling of the tank. In the meantime, so many animals and plants had lived in it, that it was quite impossible to trace the *Spirulinae* to their source.

Large masses of cyanophyceous growth, which were found to consist almost entirely of *Spirulina versicolor*, were coloured dark blackish green, or deep purplish red. Intermediate colours also occurred. At times the felt appeared dark green or dark red in places — the colour being frequently very intense. All the colours could be well imitated by mixing together emerald green, rose madder and black in varying proportions. No one colour can be said to be characteristic of the colonies of this organism.[1])

Among the trichomes of *Spirulina* which formed these dense felted masses coating the inside of the aquarium, numbers of marine animals — especially Protozoa — flourished. The most conspicuous of these was *Trichosphaerium sieboldi* SCHN., which fed largely on the *Spirulinae* and *Oscillatoriae*. Many amoebae, flagellates and ciliates also sheltered themselves among the Cyanophyceae.

Form. — The trichome of *S. versicolor* is in the form of a very close and regular spiral (see fig. 1, Pl. 13). The turns of the spiral are so closely wound that they are in contact throughout the whole length of the trichome. The organism thus appears under a low magnification as a simple filament: only after examination in optical sections under a high magnification does its real form become evident. The whole trichome may be compared with a long and closely wound metal spring.

In optical transverse section, the spiral trichome is seen to be circular (cf. fig. 3 Pl. 13). It may, as a whole, be nearly straight or thrown into a variable number of irregular waves (cf. fig. 1). The form of the filament as a whole is constantly changing with the movements of the organism. The free ends are rounded. No sheath is present, and the trichome is not divided by transverse septa into "cells" as in *Oscillatoriae*.

In every organism which I have examined — and I have examined a considerable number — the trichome has the form of a left-handed spiral (cf. figs.). I have never found a right-handed spiral, though it is easy, when the organism is examined as a transparent object, to obtain a first impression that a spiral is right-handed when it is really left-handed. Careful focussing,

[1]) COHN (1867) describes the colour of the stratum as "atropurpureum vel nigrochalybeum".



however, always shows that the spiral is left-handed.[1]) It is perhaps not superfluous to add that a spiral which appears as a left-handed spiral under the compound microscope is in reality left-handed — the image being merely inverted.

Trichomes of *S. versicolor* vary in length to a very great extent, and also of course vary correspondingly in the number of turns to the spiral. The shortest individuals which I have observed consist of 2—3 turns only, and measure 6 μ—7 μ in length (cf. fig. 10 Pl. 13). Long individuals cannot be measured with accuracy, as they are often much twisted and usually entangled in masses of their fellows. I have made approximate measurements of a number of organisms,[2]) and I find that the longest of these was about 1270 μ in length; but it is probable that many trichomes are considerably longer. I think many attain a length of at least 1,5 mm.

The diameter of the spiral is 4,5 μ—5 μ: of the filament itself, 2 μ — with only a very slight range of variation.[3]) Although adjacent turns of the spiral are almost invariably in contact, the degree of approximation varies somewhat, so that the number of turns which can be counted in a given length of filament is not absolutely constant. Rarely, and only in organisms which are creeping on a solid object, a slight interval is seen between the turns (cf. fig. 57, Pl. 15).

Colour. — Reference has already been made to the colour of colonies of *S. versicolor*. The colour of individuals, examined as transparent objects under a high magnification, is somewhat dif-

---

[1]) How far this is true of other species of *Spirulina* I am unable to determine. All the published figures of these organisms which I have seen are of a very primitive character, and apparently drawn without any attempt at accuracy. In Cohn's original figures of *S. versicolor* (1867, fig. 2), four trichomes are shown, of which three appear to be left-handed spirals, one a right-handed. Gomont (1892) figures five other species (*meneghiniana*, *major*, *subsalsa*, *subtilissima*, *rosea*) — all of them as right-handed spirals. (These figures are copied in several other works.) West (1904) figures *S. turfosa* as right-handed, *S. major* as left-handed. Tilden (1910) gives a figure of *S. calidaria* which is so small that it might be anything.

[2]) The measurements were made on fixed and stained organisms which had crept out on a coverglass.

[3]) Cohn (1867) gives the corresponding measurements as 4,5 μ and 2 μ — which is approximately correct, and different from the measurements originally given in Rabenhorst. Gomont (1892) however gives smaller dimensions — due probably to the fact that he examined only dried specimens which had undergone shrinkage.



ferent.[1]) In this case, the trichomes appear to be a dull blackish or brownish green (figs. 1—3); or else a bright, clear rose pink (figs. 4, 6 etc.). The intensity of the colour is slightly variable Intermediate forms of a dirty reddish or greenish hue are also to be found, though these are not very common. Nevertheless, it is quite certain that the red and green organisms are the same and not different species.

Both red and green forms occur together, often being intertwined:[2]) but as a rule, a stratum of *S. versicolor* consists of organisms in which filaments of one colour largely predominate over those of the other.

Since filaments of both colours occur side by side in the closest relation with one another, it seems improbable that the colour depends upon the incident light. But I have made no experiments to determine the factors which produce the change of colour.[3])

The distribution of the colouring matter in the organism will be described below, but it is here necessary to make a few remarks upon the nature of the colouring matter itself ("chromophyll" ENGELMANN). I have done no spectroscopic work in this connexion, but a few facts have come to light in the course of my other work.

In *S. versicolor*, at least three different colouring matters are present: a green, a bluish, and a red. These are probably chlorophyll, phycocyanin, and carotin respectively.[4]) For brevity, therefore, I will call them by these names. Chlorophyll appears to be always present in the trichomes — even when they appear bright rose pink. When the organisms die in water, the carotin or phycocyanin diffuses out in a reddish or bluish cloud, leaving the trichome bright green — owing to the chlorophyll remaining behind.

---

[1]) "Filamentis aerugineis vel purpureoviolaceis" (COHN 1867).

[2]) Described and figured by COHN (1867).

[3]) According to the experiments of GAIDUKOV (1902) the colour of Oscillatorians (*O. sancta* and *O. caldariorum*) is dependent upon the colour of the incident light: and in such a way, that the colour of the organisms is always complementary to that of the light. That is, in red light, the organisms are green; in yellow light, blue; and so on. The colour change appears to require a considerable time for its completion, and he remarks that it is "zwar nicht bei allen Zellen nachweisbar". It is, of course, possible that similar conditions obtain in *S. versicolor*.

[4]) See KOHL (1903), where a good account of the colouring matter of Cyanophyceae will be found. KOHL has found that these three chromophyll matters are characteristic of the Cyanophyceae; the different colours of different forms being due to differences in their quantitative admixture. Most of the works on Cyanophyceae contain very imperfect or incorrect statements concerning the chromophyll.

The chlorophyll can then be extracted with alcohol, after which the trichomes are quite colourless. Since the carotin and phycocyanin are so readily given up to the surrounding water when the organisms die or degenerate, it appears probable that they are held within the organism, in ordinary conditions, by some special property of the living body wall.

The different colours which different trichomes may possess seem to depend entirely upon the relative amounts of chlorophyll, phycocyanin, and carotin which may be present. Red forms contain a preponderating amount of carotin: but it is not possible without spectroscopic examination to determine whether phycocyanin is present in these forms or not. Similarly, with the dark brownish green forms: phycocyanin and chlorophyll are the dominant colouring matters, but carotin is probably present also. I believe — though I cannot prove this at present — that all three colouring matters are present in every filament, though one of them (phycocyanin or carotin) may be present in only a very small quantity. It may be noted here that the diffusion of carotin or phycocyanin from the organism into the surrounding water, and the consequent bright green appearance of the trichomes, is one of the first signs of degeneration and death in *S. versicolor.*

I may add that colour changes such as are seen in this organism are by no means confined to it alone among the Cyanophyceae. I have encountered identical phenomena in several widely separated genera. I have noticed them especially in two other marine organisms — a *Trichodesmium* and a chroococcaceous form.

Movements. — The movements of *Spirulina versicolor* are characteristic, and must be described in detail. As far as I am aware, no proper description of the movements of any *Spirulina* has yet been published.

Most of the movements which this organism is capable of performing are essentially the same as those which I have observed in many species of *Oscillatoria.* It has frequently been stated that *Spirulinae* move more rapidly than *Oscillatoriae*: but as far as my experience of these forms goes, this is certainly not true. Many *Oscillatoriae* are quite as actively motile as *S. versicolor*: but it is noteworthy that the degree of motility displayed by these organisms is different not only in different species but also in the same species under different — and usually not precisely determined — conditions. In *S. versicolor* I have obtained the impression that the

pink forms are more active than the green, but I have not been able to prove this by any very definite measurements.

If a portion of a densely matted stratum of *Spirulinae* be examined under the microscope, it is seen that all the component organisms are constantly in motion — though movement may in places be so slow as to be almost imperceptible. The motion consists in a gliding or creeping in the direction of the long axis of the body, and there is no indication that the filaments possess an antero-posterior polarity. This gliding movement is similar to that observable in all *Oscillatoriae.* It is most easily studied in isolated organisms which have crawled out, on a slide or coverglass, from the general felted mass of their fellows. During the performance of this movement, no rotation of the spiral occurs as a rule. Sometimes, however, a very slight rotation can be observed — but this never involves the whole of the spiral. The rate of gliding varies very considerably, but it can never be described as rapid. It appears to me to be exactly similar to that of many *Oscillatoriae.* Very short trichomes move very little or not at all.

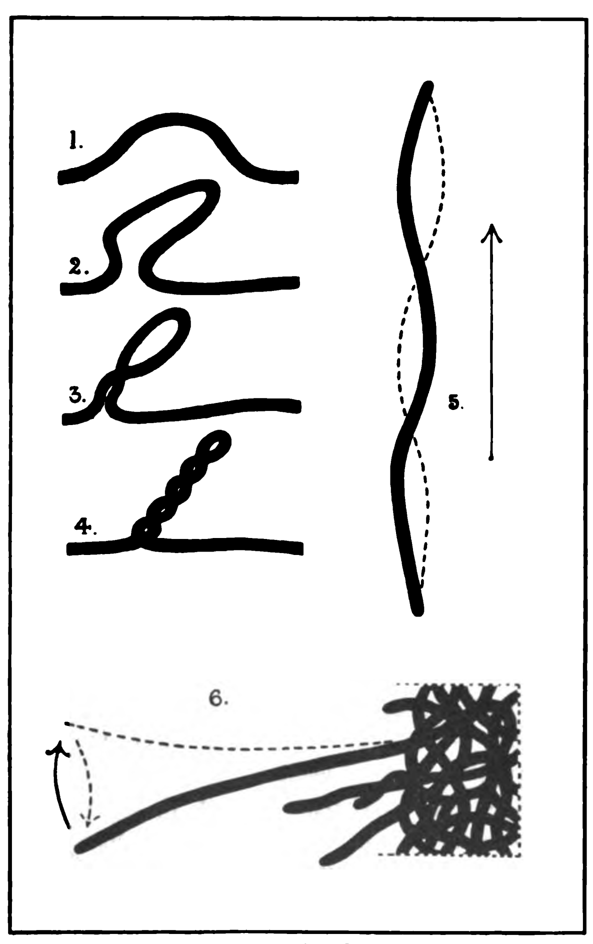
A solitary trichome gliding over a coverglass always shows a well-marked oscillating or slow rippling movement (see text-fig. C, 5).

The ends oscillate slowly as the organism glides along, and the trichome as a whole is bent into a variable number of waves. Some *Oscillatoriae* behave in a similar manner, but most of the forms which I have studied appear relatively much more rigid.

Oscillation of the end of an organism is most rapid when the end alone is free — the rest of the trichome being fixed to some solid object. This is most easily observed in the organisms whose ends project freely into the water from the general tangle of other trichomes. A small bit of the edge of a matted mass of *Spirulinae* is shown diagrammatically in text-fig. C, 6. The dotted line and arrows show the pendulum-like movements performed by the longest free end which is shown. This side-to-side swinging movement may be performed quite rapidly and for a considerable time, if the filament has ample room and is in a large volume of water. The most rapid movement which I have observed is at the rate of about one oscillation per second: that is to say, the end of the organism swings from the position shown to that marked by the dotted line in about one second, and during the next second swings back to the original position in the direction of the dotted arrow. As a rule, the movement is considerably slower than this. (The rate of movement was calculated from observations on the number

of oscillations occurring in periods of half a minute.) During all these swinging movements a well-marked bending of the trichome can be seen — as shown in text-fig. C, 6.

A single long trichome may not only become twisted round another — in the course of its movements — but it may also frequently be twisted upon itself. This twisting occurs in the middle



Text-fig. C.

region of a trichome, and takes place slowly in the manner diagrammatically shown in text-figs. C, 1—4. A loop is first formed, the limbs of which become twisted round one another. The figures explain themselves. Now the whole of this process appears to me to be brought about in a passive manner. The trichome becomes

twisted exactly as a piece of string will twist upon itself if its ends are twisted in opposite directions. A condition of tension, similar to that set up in the string, seems to be caused by the locomotion, slight local rotation, or growth of the spiral, and this leads to the twisting of the trichome upon itself as a natural mechanical result. I have never observed any active twining movements — like those which give rise to the condition of incurvation in *Cristispira* — in *Spirulina.*.

It is by no means easy to determine the means by which movement is effected in these organisms. I have never been able to discover cilia or any other locomotory organs, and I think it may be said with truth that such structures are absent. It appears to me most probable that the gliding movements are brought about by the secretion of slime — in a manner similar to that which has been described in gregarines, diatoms, and some other Protista. Certain it is that a trichome moving across a coverglass leaves a track of mucus behind it — a track which can easily be stained by many different methods. The same is true for many *Oscillatoriae.* It seems, further, that the intrinsic bending or swinging movements depend upon the contractile nature of the trichome as a whole. No myoneme fibrils, or similar structures, are present — so far as I have been able to determine.

To recapitulate. The movements of *S. versicolor* consist essentially in a comparatively[1]) slow gliding in the direction of the long axis, combined with oscillating or slow rippling movement of the whole or a part of the trichome. As a rule, no rotation of the spiral occurs. These are all active movements and appear to be effected by means of a secretion of slime coupled with the general contractility of the whole organism. All these movements appear to be closely similar to those of oscillatorians. A passive twisting of long trichomes occurs in *Spirulina*, and appears to be a purely mechanical result of the strain set up in the organism during growth or the performance of the active movements.

Internal Structure. — The internal structure of *Spirulina versicolor* is fairly simple, and can be made out with comparative ease in the living organism. It is identical in red and green forms. If a living trichome is examined under a high magnification, it is seen to possess a structure such as is shown in figs. 2 and 3 (Pl. 13). These figures show the free end of a green form, magnified

---

[1]) As compared, that is, with any Spirochaet whatsoever.

2000 diameters. Fig. 3 depicts the appearance of the trichome at a deeper level than fig. 2 — the turns of the spiral being seen in optical transverse section. It will be seen that the protoplasm, inside the thick and rigid body membrane, is clearly differentiated into two parts — a peripheral coloured part, and a central colourless part. Owing to the thickness of the peripheral part, the central part usually appears slightly coloured. But I believe that the central part — like the corresponding structure in all other Cyanophyceae which I have studied cytologically — is devoid of colouring matter. The central part occupies, of course, the central region of the spirally wound, cylindrical filament, and therefore is likewise of a spiral form. The central part is shown in its entirety for several turns in fig. 4, which is drawn from a pink form.

In the colourless central part, a varying number of refringent granules can be seen (figs. 2, 4). The peripheral part, on the contrary, shows no granular inclusions of any sort. It appears perfectly homogeneous.

After suitable fixation [1]) and staining, the differences between the central part and the peripheral part become still more marked. Before I give my interpretation of the various internal structures, it is necessary to describe some of the staining reactions. I have stained carefully fixed organisms with many different stains, and the most important results for my present purpose are as follows The central part always takes up the so-called "chromatin" stains, the peripheral part "plasma" stains. The central part is coloured black with Heidenhain's iron-haematoxylin (figs. 127 [Pl. 16] and 186 [Pl. 17]): it is coloured grey with Weigert's iron-haematoxylin: red with Grenacher's borax carmine (fig. 5, Pl. 13) or Schneider's acetocarmine: red with safranin: dark blue with methylene blue (figs. 55, 57, Pl. 15): lilac with Delafield's haematoxylin (fig. 56). In comparison, the peripheral part takes up these stains to only a slight extent, but is on the contrary strongly coloured with eosin, orange G, light green, Bordeaux red and other plasma stains. The granules lying in the central part are stained by many plasma stains (e. g. eosin [see fig. 186, Pl. 17]), and are coloured red with methylene blue (figs. 55, 57, Pl. 15) or Delafield's haematoxylin (fig. 56, Pl. 15). They are not coloured with borax carmine (fig. 5, Pl. 13), but may be stained red intravitally with neutral red. They also stain red with thionin. They are deeply colourable with iron-haematoxylin,

---

[1]) For methods of fixation see p. 125.

but give up their colour on differentiation more readily than the central part.

Now from the morphology, the staining reactions, and comparison with other Cyanophyceae, I have no hesitation in interpreting the internal structures in the following way. The central part is the nucleus, containing a large quantity of chromatin: the granules lying in it are metachromatic granules: the peripheral part, which in the living organism holds the colouring matter, is the cytoplasm. All these structures are found — under various modifications — in other Cyanophyceae which I have studied, and are all, to my mind, to be interpreted in a similar manner.[1]) The central part is certainly homologous with the "Zentralkörper" of other Cyanophyceae, and this body — in nearly all forms which I have investigated — contains a varying number of "Zentralkörner". From their staining reactions and general behaviour, these can only be interpreted as the equivalent of the metachromatic granules of the Bacteria and many other Protista.

I shall henceforth adopt these names in speaking of the various structures present in *S. versicolor*. There are still a few points, however, which require further consideration.

I have already said that the nucleus takes up chromatin stains strongly. It should be added that no very definite structure can be made out in it with precision. It appears to be a spirally disposed, relatively large filament, consisting largely of chromatin substance. It extends almost to the extreme ends of the organism (cf. upper end of fig. 127, Pl. 16).

The metachromatic granules vary considerably in size and numbers. They may be present in large numbers, or may be very few — different conditions being observable not only in different trichomes but also at different places in the same trichome (see figs. 55, 56, Pl. 15). They are generally seen to be lying at the periphery of the nucleus[2]) — that is, in contact with the peripherally

[1]) I am, of course, well aware of the many existent differences of opinion regarding the interpretation of the structure of the Cyanophyceae. I must reserve a discussion of this matter for a future occasion, but I may point out that my interpretation is consistent with the most important results of others — especially with the more carefully conducted studies of KOHL (1903), GARDNER (1906) and GUILLIERMOND (1907).

[2]) They are often found in exactly the same situation in other Cyanophyceae which I have studied. See also KOHL (1903) in this connexion. KOHL, however, is wrong in saying (p. 37) that there are no metachromatic granules present in *Spirulina*.



lying cytoplasmic part of the organism (cf. figs.). They are non-living reserve material — as in all other Cyanophyceae and other Protista. Their general characters are precisely similar to those of the "Zentralkörner", "rote Körner", "Schleimkugeln" etc. observed by many workers on the cytology of the Cyanophyceae. [1])

A very characteristic feature of most of the Cyanophyceae — the so-called Cyanophycin granules — is lacking in *Spirulina versicolor*. I have never encountered any cytoplasmic granules of any sort in this organism. [2])

The colouring matter of the living organism is not localized in any visible chromatophores. It appears to me to be in solution in the cytoplasm. Whether one chooses to call this a chromatophore — as many workers on the Cyanophyceae have done — or not, appears to me immaterial. The cytoplasm certainly is the carrier of the colouring matter, but it certainly is not the morphological homologue of the chromatophore of the Algae. [3])

Whatever the length of the filament may be, it never shows any transverse septa dividing it into "cells". The protoplasm is continuous from end to end, and the organism is thus markedly different from an *Arthrospira* or an *Oscillatoria*. [4]) The cytoplasm rarely shows any definite structure, though occasionally a very faint alveolar appearance can be seen. There is no definite nuclear membrane between nucleus and cytoplasm.

From the foregoing description, it will be evident that the internal structure of *Spirulina versicolor* is as follows. There is a spirally wound, filamentar nucleus, which occupies the central region

---

[1]) The best account of the metachromatic granules of Cyanophyceae is to be found in the work of Kohl (1903), under the heading "Zentralkörner". According to him, "sie stellen einen eiweißartigen Schleim dar".

[2]) "Die Cyanophycinkörner finden sich mit Ausnahme der Gattung *Spirulina* bei allen von mir daraufhin untersuchten Formen" (Hegler 1901, p. 293). Kohl (1903) also notes that there are no cyanophycin granules in *Spirulina* (species not given, p. 37).

[3]) Kohl (1903) describes very small granular chromatophores in the Cyanophyceae. I have never seen these in any form which I have investigated (cf. also Guilliermond 1907, and Gardner 1906). If they are present in *S. versicolor*, they must be so small as to be ultramicroscopic — which, apart from words, does not seem to me to be very different from supposing the colour to be in solution.

[4]) Zuelzer (1910) states that the filaments of *Spirulina* consist of rows of similar "cells", like those of *Oscillatoria*. It seems probable that she has been led to make this erroneous statement through investigating species of *Arthrospira* only. There are no transverse septa in the forms properly called *Spirulina*. See Gomont (1892).

of the organism from end to end. It contains numerous metachromatic granules, and is surrounded by the peripherally placed cytoplasm, which holds the colouring matters (chromophyll) in solution.[1]) There are no cyanophycin granules, and no transverse septa in the trichome — nucleus and cytoplasm being continuous from one end of the organism to the other.

Multiplication.[2]) — The method by which *Spirulina versicolor* reproduces itself is peculiar. I have observed only one method of multiplication, which may best be described as an irregular multiple segmentation by transverse division.

I have already noted that the trichomes vary in length from about 6 μ to 1500 μ or more. The short individuals are formed by the transverse division of longer ones. Occasionally I have observed long trichomes which appeared to be dividing into two parts of unequal length: but as a rule a long form divides into a variable number of shorter individuals of varying length. The shortest segments which are set free in this way are about 6 μ in length, and consist of only two or three turns of the spiral: the longest may be more than fifty times as long, and may consist of more than a hundred turns. The whole process is extremely irregular, and appears to bear no relation to the size of the original trichome. For I have often seen trichomes in process of segmentation which are not more than 100 μ in length: whilst very many long trichomes (over 1000 μ) may show no signs of division. I have observed division in considerable detail both in the living organism and in fixed and stained specimens. The process is extremely simple.

The first sign that a trichome is about to divide is a remarkable colour change at the future point of division. A part consisting of less than one whole turn of the spiral, one complete turn, or several turns, suddenly becomes bright green in colour. This is

---

[1]) The "*Spirulina*-like organism from freshwater", described and figured (Taf. V, fig. 2) by Bütschli (1896), appears to be similarly constructed. The "Zentralkörper" is the nucleus, the "rote Körner" the metachromatic granules. But the cytoplasmic alveoli are far more distinct than anything I have seen in *S. versicolor*.

[2]) In the published works on the Cyanophyceae, only the most loose and trivial statements concerning the method of multiplication in *Spirulina* can be found. Several workers upon the cytology of the Cyanophyceae give *Spirulina* as one of the forms they investigated. Yet singularly enough, nothing further is said about this remarkable form, which differs considerably from all others.



most striking in the pink forms (see fig. 7, Pl. 13), but it is easily visible in greenish forms also. One colouring matter (carotin in pink forms, phycocyanin in greenish) diffuses out of the trichome at the point of division, in the form of a pinkish or bluish cloud. The chlorophyll is left behind, and makes the spiral at this point appear green in consequence. These green portions of the spiral degenerate completely, thus cutting the trichome in two (figs. 7, 9). Dead greenish débris may remain attached to the freed ends for a considerable time (fig. 10).

A very curious phenomenon may be observed at the point of division. Soon after the green portions of the spiral have begun to degenerate, hordes of bacteria often make their appearance. They appear suddenly — apparently from nowhere: for in normal healthy cultures very few bacteria are to be seen under ordinary conditions. They swim rapidly up, and dart in and out among the decaying green turns of the spiral. The points of division often appear to be bristling with bacteria in consequence (fig. 7). Almost all the bacteria which behaved in this manner were slender bacillar forms, but a few *Spirilla* were also occasionally to be seen. The bacteria appear to assist in the breaking up of the trichome, for division is most rapidly completed when there are plenty of them present at the green areas. They are doubtless attracted by the substances set free by the decay of the trichome at these places.

Division may be even more directly accelerated by amoebae. I have quite often seen several small *limax*-like *Amoebae* hurriedly assemble at the green places. They crawl round the trichomes, and actually ingest and carry off whole turns of the spiral which have undergone partial degeneration. The partition of a pink trichome, with the assistance of amoebae and bacteria, is one of the prettiest and most remarkable sights I have ever seen through the microscope. The reader can obtain a fair idea of it from fig. 8, Pl. 13. The constant movement of the living organisms is the only real feature lacking from the picture. I must explain that the drawing was made in the following way. The organisms seen were very rapidly outlined in the positions which they occupied at one moment. Details were then quickly filled in from memory, with constant reference to the organisms — which of course rapidly changed their positions. About five turns of the spiral degenerated. The lowest amoeba ingested one complete turn of the spiral (as seen in the figure), and carried it away. The amoeba on the left carried away an incomplete turn, and some smaller débris. The

uppermost amoeba, after moving about actively for some time, appeared to go away empty. About forty-five minutes after the stage shown in the figure, complete division of the trichome had occurred, and there were no amoebae and only a very few bacteria in the field of the microscope. At this time, the upper segment of the trichome began to creep away from the lower. It was followed for some time, and appeared quite normal. Its end seemed completely healed after the division. The lower end could not be followed.

Very little additional information concerning division can be obtained from stained preparations. The degenerated portion of the spiral loses its capacity to take up stains, and appears very pale in consequence (figs. 57, Pl. 15, and 127, Pl. 16). The nucleus disappears completely. A few minute granules can generally be seen in the degenerate turns of the spiral (figs. 57, 127), but they do not give the reactions of metachromatic granules. Both nucleus and cytoplasm are severed at the point of degeneration. Either end of the nucleus can often be seen covered by an unusually large metachromatic granule (fig. 57), but this is not always the case.

It might be thought that the method of division by degeneration of part of the trichome — which I have just described — is really a mere degeneration phenomenon, and not a multiplication process at all. I cannot accept this interpretation. The method just described is the only one I have observed, and I have frequently seen it. The daughter trichomes, moreover, which are formed in this way, are apparently normal individuals, and are capable of movement. Their growth appears to be very slow, and I have not been able to measure it, or to prove that the young individuals which are set free are in all cases capable of survival. I have not been able to obtain as much evidence as I could wish in this connexion, owing to the great experimental difficulties. The trichomes will only live well in a large volume of sea-water, and in their normal environment. They are in constant movement and surrounded by organisms which prey upon them, and are, of course, of very small size. Though I have divised many methods, and made many attempts to isolate short individuals and keep them under observation in their normal surroundings, I have never succeeded — up to the present — in obtaining any trustworthy results.

It may be pointed out that this method of multiplication bears some resemblance to that of the Oscillatoriaceae. As is well known,

many of these produce hormogones — free segments cast off from the parent trichome. These hormogones are of very irregular length. I have studied their formation in a number of different species. It very frequently happens that the part of a trichome between two hormogones becomes previously modified into so-called "concave cells" (Kohl). These may be one or many, and as far as my observations extend, they always degenerate and die after the hormogones are formed. It is possible that the concave cells are the homologues of the degenerating parts of the spiral in *S. versicolor*.

The short hormogone-like forms of *S. versicolor* are able, I believe, to withstand drying for some time. Many of the long forms also appear to be very resistant to drying, and can probably survive out of water for a considerable time, and resume growth when put back into a normal environment. The experimental difficulties to which I have already alluded make it very difficult to obtain precise information on this point. All I can say at present is that *S. versicolor* appears to behave in this respect like many Oscillatoriaceae.

No encysted condition has ever been found, and — as in all other Cyanophyceae — sexual phenomenon appear to be entirely lacking.[1])

J. *Arthrospira jenneri*[2]) and other Oscillatoriaceae.

I have searched for *Arthrospira* for a long time, and in many places, but I have been very unlucky. My search has been rewarded with only two trichomes which were found unexpectedly in a culture of freshwater diatoms obtained near Birmingham. Although this material was obviously quite inadequate for any satisfactory cytological work, it has nevertheless been sufficient to furnish me with one or two important facts concerning these forms.

---

[1]) There appears to be no account hitherto published in which an accurate description of the structure and life-history of any *Spirulina* can be found. Beyond the statements that the trichome is in the form of a spiral, and possesses certain dimensions, hardly anything appears to have been recorded. "Granules" are sometimes mentioned as occurring in the protoplasm, and several authors state that "hormogones", like those of *Oscillatoria*, are formed. The information to be gleaned is most meagre. Almost without exception, the published figures of *Spirulinae* are distinguished by lack of detail, and by careless and defective execution.

[2]) *Arthrospira jenneri* (Hassall) Stitzenberger. I adopt Gomont's (1892) nomenclature.

I succeeded in fixing and staining only a single trichome, and most of my observations were made upon this. It was fixed with 1% "osmic acid" and stained — though not very well — with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin.

The trichome is in the form of a very regular spiral, and is composed of a series of "cells" like a trichome of *Oscillatoria* (see fig. 125, Pl. 16). The width of the trichome is 5 μ. The "cells" vary in length from about 2 μ to 3 μ. The distance from the apex of one turn of the spiral to that of the next is approximately 30 μ in the fixed state. [1])

The internal structure is exactly like that of an *Oscillatoria*, so far as I can judge. I have given for comparison a figure of a species of freshwater *Oscillatoria* stained in the same way, and of a similar size (fig. 126). I have studied a large number of different species of *Oscillatoria* from a cytological point of view, and am well acquainted with their structure. [2]) In both *Arthrospira* and *Oscillatoria* it is seen that the "cells" are differentiated into a "central body", and a "cortical layer" which contains the blue-green chromophyll. In the oscillatorians, these must be interpreted as nucleus and cytoplasm respectively. [3]) The nucleus, or central body, contains a variable number of granules — which are metachromatic granules, as I have been able to demonstrate in a number of different forms. *Arthrospira* also possesses a number of granules which lie along the walls separating the "cells" from one another (fig. 125). These granules correspond with the cyanophycin granules which occupy exactly the same position in *Oscillatoria* (fig. 126). New "cells" are produced by the formation of transverse septa, in exactly the same manner in both genera.

It is quite clear from this that *Arthrospira* is closely similar to *Oscillatoria* in every respect save one — the trichome of the latter is straight, of the former spiral.

The spiral of my trichome is a left-handed spiral, as in *Spirulina versicolor.* [4]) Beyond this, it will be seen that the structure of *Arthrospira jenneri* differs considerably from that of *Spirulina versi-*

---

[1]) Good figures and descriptions of the form and movements are given by COHN (1854).

[2]) I hope to be able to publish my researches on these and other Cyanophyceae before long.

[3]) I cannot give all the reasons for this at present, but this interpretation is the same as that of BÜTSCHLI, KOHL and many other workers.

[4]) According to COHN (1854) all trichomes are in the form of left-handed spirals.



color. These differences will be considered later, in the analytic part of this paper which now follows. I have nothing to add concerning the life-history of *Arthrospira*, for reasons already given.

Analytic.

In this section, I shall try to analyse and compare the more important facts which have been recorded in the preceding descriptive section. I shall try also to correlate my results with the most important and trustworthy results which have been obtained by others — in cases where my own observations are inadequate. The object of so doing is to obtain sufficient facts concerning the structure and life-histories of the Spirochaets to enable me subsequently to discuss their systematic position.

In this analysis, I shall make the three following assumptions — which, I think, would be disputed by no one who is competent to judge. First, I take it for granted that *Spirillum*, *Paraspirillum*, *Pseudospira*, *Bacilli* of *flexilis* type, and the filamentar organisms described on p. 174, are all members of the group Bacteria — as ordinarily understood. Secondly, I assume for the present that *Spirochaeta*, *Cristispira*, *Treponema* and *Saprospira* together form a fairly definite group which may be called the Spirochaetoidea — or more shortly, the Spirochaets. Thirdly, I shall assume that *Spirulina* and *Arthrospira* are undoubted members of the group Cyanophyceae (Myxophyceae).

I will now deal in order with a number of different matters which are of importance for a proper understanding of the Spirochaets and of their relation to other Protista.

The Polarity of Spirochaet Organization. — As I have already pointed out elsewhere (1911 a), the polarity of the spirochaet body is a matter of considerable importance for a correct interpretation of the true nature of these organisms. Nevertheless, but little attention has been paid to this.

No Spirochaet possesses antero-posterior differentiation — that is, in every Spirochaet either end is a facultative anterior or posterior end. This is a fundamental character of spirochaet organization. There is no indication of antero-posterior differentiation in any of the genera of Spirochaets which I have investigated;

namely, *Spirochaeta, Cristispira, Treponema, Saprospira.* As I have studied a fairly large number of species belonging to these genera — in all, upwards of twenty — it appears to me almost certain that all Spirochaets possess this character. At all events, I know of no evidence to the contrary.

Now on the other hand, all flagellate Protozoa possess a well-marked antero-posterior polarity. One end is always the anterior, the opposite the posterior. This gives us at once a fundamental point of distinction between a Spirochaet and a Flagellate. And one would expect that anybody who advocated the view that the Spirochaets were flagellate Protozoa (or their allies) would at least offer some explanation of this fundamental difference in organization. Yet mention of this matter — and a possible explanation of it — has been made by only one worker, Schaudinn (1904). In the organism (or organisms) which he called "*Spirochaeta ziemanni*", trypanosome-like forms were supposed to develop into spirochaet-like forms: that is, organisms possessing antero-posterior polarity became organisms possessing none. According to Schaudinn, the spirochaet-like forms were really double trypanosome-like forms, consisting of two trypanosomes united by their aflagellar ends. Now although two minute trypanosomes joined together in this way might move like a spirochaet, nevertheless, it would be the wildest of hypotheses to suppose that every spirochaet individual is really two trypanosome-like individuals indistinguishably united by their aflagellar ends. There is not even the slightest evidence that the Spirochaets are in any way allied to the Trypanosomes. It would be just as justifiable to suppose that a man is really two reptiles joined by their hinder ends.

Although the Spirochaets are thus sharply cut off from the Flagellata — and, indeed, from nearly all the Protozoa — in the fundamental plan of their organization, yet they are by no means in a peculiar position among the Protista. The absence of antero-posterior polarity is characteristic of all Bacteria and Cyanophyceae — so far as I can determine. This is certainly true of *Spirilla, Bacilli, Cocci, Pseudospirae, Spirulinae, Arthrospirae, Oscillatoriae,* and all other allied forms which I have studied.

It may therefore by stated with confidence, I think, that the absence of an antero-posterior polarity is highly characteristic of the organization of all Spirochaets, Bacteria, and Cyanophyceae (as of most plants in general): but the presence of such polarity is characteristic of most Protozoa (as of most animals in general).

The Size of Spirochaets. — Among the Spirochaets, we find — as indeed among the different members of almost any group of organisms — that the relative sizes of the various forms are subject to great variations. But size cannot be used as a criterion for judging of the affinities of the Spirochaets: although it is not without interest briefly to consider the matter here, as at least one author has expressed the opinion that the largest Spirochaets (e. g. *S. plicatilis*, and the large *Cristispirae*) are too large to be Bacteria. Nevertheless, the smallest Spirochaets are among the smallest known organisms.

In all four genera of Spirochaetoidea, there is great variation in size. *Spirochaeta plicatilis* is about 0,75 μ broad, and attains a length of 500 μ (Zülzer 1910). *S. fulgurans* is smaller, and *S. minima* still smaller — the smallest individuals of the latter being not more than about 2 μ long and less than 0,2 μ thick. Similarly with the forms of *Cristispira*: the largest (e. g. *C. balbianii*) may attain a length of more than 100 μ, with a breadth of 1—2 μ; the smallest (e. g. *S. pusilla* Schellack and *S. parvula*) are between 10 μ and 20 μ in length and not more than 0,4 μ in breadth. Again, *Treponema termitis*[1]) may be as much as 60 μ in length, with a breadth of 0,5 μ: whereas *T. parvum*, and some other very small species, may be not more than 3 μ long and 0,2 μ broad. Only three species of *Saprospira* have been described: but of these *S. grandis* Gross is the largest (up to 100 μ, by 0,8 μ), *S. flexuosa* is smaller, and *S. nana* Gross is very small (smallest individuals after division less than 2 μ long with a thickness of 0,5 μ).

A similar range of size variation can be seen in many other organisms — for example, in the *Bacilli.* The largest known *Bacillus*, namely *B. bütschlii* Schaudinn, attains a length of 80 μ, and is about 5 μ broad. The smallest bacilli are less than 1 μ long, and almost immeasurably slender — certainly not more than 0,1 μ in diameter.

In both these groups — Spirochaetoidea and Bacteria — although the largest forms may be of considerable size, the smallest stand near to the limits of microscopic vision. Indeed, there are so many gradations between the largest and the smallest, that one can hardly avoid the conclusion that there are probably many still undiscovered forms which are too small to be seen with the highest

---

[1]) "*Spirochaeta grassii*" according tho Doflein (1911) may be 100 μ long and 1,5 μ broad.



powers of the microscope. The existence of such invisibly small organisms is, of course, merely hypothetic: but for my own part I regard it as extremely likely that there are very many living beings which are of ultramicroscopic dimensions.

The Flexibility of Spirochaets. — Much has been written about the flexibility of the Spirochaets, and many writers have argued that, since the Bacteria are rigid organisms, therefore the Spirochaets cannot be regarded as Bacteria.

It is quite true that all genera of the Spirochaetoidea are flexible: and it is quite true that the organisms belonging to the genus *Spirillum* — as defined by EHRENBERG (1838) — are rigid. But it is also true that many bacteria are flexible. There are many "species" of *Bacillus*, allied to *B. flexilis*, which are characterized by being more or less flexible (see DOBELL 1908, 1911). The Bacteria which I have called *Pseudospirae*, and the filamentar forms described on p. 174, are also flexible — the former to a remarkable degree. Flexibility, then, does not distinguish the Spirochaets from the Bacilli.

If we consider the *Spirilla*, we find that their rigidity marks them off from the Spirochaets — by definition. But none the less, there it at least one spirillar form which is to some extent able to bend. This is the organism which I have recently described under the name *Paraspirillum vejdovskii* (DOBELL 1911). There can be no doubt that this is a real bacterial form, and very closely related to the *Spirilla*.

It may therefore be said that flexibility is displayed not only by the Spirochaets, but also by certain bacillar and spirillar Bacteria: and that therefore it affords no means of differentiating the Spirochaetoidea from the Bacteria.

The Pellicle and Plasmolysis. — I shall use the word "pellicle" to designate the membrane which clothes the entire body of a spirochaet. This structure has frequently been called the "periplast" — a name which is open to objection, as it has led to some confusion (cf. DOBELL 1911 a). A pellicle is present not only in all genera of the Spirochaetoidea, but also in all the Bacteria, the Cyanophyceae, and the majority of other Protista.

That a pellicle, or investing membrane, is present in all Spirochaets I regard as certain. The evidence for this can be found in the works of SWELLENGREBEL (1907, 1909), SCHELLACK (1909), GROSS (1910), and in my earlier paper (1911 a) and the present memoir. I have already insisted upon this point (DOBELL 1911 a)

and only recall it once again because of certain statements which have recently been made by Hölling (1911).

Hölling's position is peculiar. He says that Spirilla "besitzen eine starre feste Membran", whereas "die Spirochäten besitzen als Hülle einen aus dem Körperplasma differenzierten Periplast, der in keiner Weise ein formbestimmendes Element darstellt". The "formbestimmendes Element" of a *Spirillum* is its membrane, but the form of a Spirochaet is determined differently — "Das formbestimmende Prinzip trägt der Körper". Therefore, Spirochaets are implasmolysable and flexible, and Spirilla the reverse. Now to my mind it is not necessary to discuss whether there is „ein formbestimmendes Prinzip" residing in the body or in the pellicle of a Spirochaet. The facts are — (1) that the Spirochaets are plasmolysable, and (2) that they are covered by a pellicle (or membrane, or periplast or whatever one likes to call it). There is absolutely no reason to suppose that the "membrane" of a *Spirillum* is something essentially different from the "periplast" of a Spirochaet. The differences are of degree, not of kind.

The existence of a pellicle was first clearly demonstrated in the Spirochaets by Swellengrebel (1907), who also showed quite clearly — though for some inexplicable reason a number of writers deny this — that it is possible to plasmolyse *Cristispira*, and probably *Treponema* also. Even Hölling himself apparently believes that a pellicle is present — for he speaks of a "periplast" quite often.

I have already described plasmolytic phenomena in a number of different spirochaets in the earlier part of this paper. It will therefore be unnecessary to go over the same ground again here. But I must point out that it is not possible to draw any sharp line between the various Spirochaets and the Bacteria on the grounds of their plasmolytic phenomena and the nature of their pellicles. For if we consider some of these forms, we find that they possess a rigid pellicle, and are easily plasmolysable (*Spirilla*): we find that others have a very delicate pellicle, but still are plasmolysable, though in a slightly different way (*Cristispira*, *Treponema*): whilst intermediate forms are found which possess a pellicle of medium thickness and plasmolyse in a peculiar manner (*Saprospira*, *Pseudospira*, etc.). The nature of the pellicle itself probably determines the precise way in which plasmolysis occurs.

The pellicle of a *Spirillum* is thick and rigid. In *Paraspirillum*, however, it must be flexible to some extent, since the organism is able to bend itself. In *Saprospira* the pellicle is fairly thick, and

can be easily demonstrated: but it is flexible and elastic — or at least extensible, as plasmolysis very clearly shows. In *Pseudospira*, a similar pellicle occurs, but it is rather thinner, and the organism is more flexible. Finally, in *Cristispira* and *Treponema* the pellicle is very delicate and usually very flexible. In these forms it can be seen satisfactorily only during division or in plasmolysed individuals. Now when we find the protoplasmic structure of Spirochaets and Bacteria similar in many cases — certainly similar in kind — and the pellicle similar, or differing only in degree, in the two groups, — when we find this to be so, it is absurd to say that the two sets of organisms are fundamentally different from one another, because a form-giving principle resides in the membrane of the one and in the protoplasm of the other. This is merely an endeavour to place a hypothetic difference where no difference exists, in order to show that there really is a difference.

Concerning the finer structure of the pellicle in both Spirochaets and Bacteria, there is practically nothing to be said. In my opinion, no structure has yet been demonstrated to exist in the pellicle of any spirochaet. The so-called "myoneme fibrils" believed by some authors to be present in the "periplast" of *Cristispira* are undoubtedly maceration products of the crista.

It appears to be true, therefore, that the Spirochaets possess a pellicle, or membrane investing the body, and that this is flexible and sometimes elastic: moreover, all the Spirochaets are, in all probability, plasmolysable like Bacteria. At all events, the plasmolysis of Bacteria is not such as to distinguish them from the Spirochaets.

The Crista of *Cristispira*, and homologous Structures. — The crista, or "undulating membrane" as it was formerly called, of *Cristispira* was first correctly interpreted, I think, by Gross (1910). I have already pointed out (1911a) that I agree in the main with all Gross's conclusions concerning this structure: but it remains for me to add something to what I have already written.

In the first place, I no longer regard the crista of *Cristispira* as an organ which is unrepresented in other forms. The crista is an axially disposed thickening of the pellicle — possibly contractile. It lies always on the inner surface of the spiral, occupying — as I have pointed out already — a position like that of the newel in a spiral staircase. Now the structure which I have called the axial fibre, in certain *Spirilla*, is just such another structure. The axial fibre is not so large as a crista and is certainly not

contractile. But I think it highly probable that the two structures are homologous.

Secondly, I believe that *Spirochaeta* itself possesses a structure which is the homologue of a crista. According to Frl. Zuelzer (1910), *S. plicatilis* possesses an axially placed fibre (Achsenfaden) which is probably elastic. This structure was taken by Schaudinn to be part of the nuclear apparatus: but it seems certain that he was mistaken. The position of the "Achsenfaden" seems to correspond closely with that of the crista of a *Cristispira* — so far as I am able to judge. Unfortunately, the species of *Spirochaeta* which I have investigated are too small for me to be able even to decide with certainty whether an axial fibre is present in them or not.

An axial fibre is possibly present in some species of *Treponema.* Several different workers — including Schaudinn — have believed that they could distinguish an "undulating membrane" in these organisms. I regard it as almost certain that there is no true crista in any of the forms of *Treponema* which I have studied; but I think it possible that an axial fibre may be present. This may perhaps be the explanation of the "undulating membranes" seen by others. The "undulating membranes" which are said to be produced in *Treponema* by macerating individuals in distilled water, and then staining them by Giemsa's or Löffler's method,[1]) are not worth discussing. For no trustworthy results can be obtained by such a crude method.

I think it highly probable, therefore, that the crista of a *Cristispira* is the homologue of the axial fibre of *Spirochaeta plicatilis* and of the axial fibre of certain *Spirilla.* No such structure, however, exists in *Saprospira* and the majority of Bacteria, and its existence in *Treponema* is, I think, extremely doubtful. The crista, or its homologue, must be regarded as essentially a supporting structure — possibly elastic in some forms. In normal organisms the crista is not fibrillar — though fibrils are easily produced by maceration. This possibly indicates that these axial organs are composed of longitudinal fibres, but it by no means indicates their function.

The Protoplasmic Structure of Spirochaets. — The majority of the Spirochaets possess a somewhat peculiar protoplasmic constitution. I have used the term "chambered structure"

---

[1]) Cf. Prowazek (1906), who also recommends treating the Spirochaets with 10 % carbolic acid or weak alcohol.

or "chambering" to designate this,[1]) and I have already (DOBELL 1911 a) described it in detail in the case of *Cristispira veneris*.

In *Cristispira*, the chambered structure is constituted as follows. Every individual has its protoplasm differentiated into a single row of chambers (or alveoli, in BÜTSCHLI's sense), extending from end to end. These chambers resemble the "chambers" in a bamboo stem, if we imagine them to be composed of denser cytoplasmic walls enclosing a less dense cytoplasm. The cylindrical body of a *Cristispira* is thus divided into a single series of cytoplasmic chambers by denser transverse disc-like partitions or septa. Each disc-like septum is surrounded — at its junction with the body wall — with a ring of granules, which I regard as probaly of a nuclear nature.

This type of structure can be seen in the largest *Cristispirae* (e. g. *C. veneris*, *C. balbianii*), and appears to have been observed — though not interpreted in quite the same way — by SCHELLACK (1909) and GROSS (1910). I believe it occurs also in the smaller *Cristispirae* (*C. anodontae*, *C. spiculifera*, *C. parvula*), though in these it is less distinct. The chambered structure is also characteristic of the largest *Treponema* — *T. termitis*: but its presence in the small members of this genus cannot be demonstrated beyond question. Nevertheless, there is some evidence to show that the small forms also possess this structure. Both GROSS's species of *Saprospira* (*S. grandis* and *S. nana*) appear to be chambered, and *S. flexuosa* certainly is also. Whether *Spirochaeta* is similarly constitued or not, I cannot determine from my own observations. But it seems not impossible, from the observations of BÜTSCHLI (1896) and ZUELZER (1910) on *S. plicatilis* that in this form also the protoplasm has a chambered structure.

A chambered structure of the protoplasm is not confined to the Spirochaets alone. It occurs also in some Bacteria. It is very well developed in my "large *Spirillum* from freshwater", and also in the smaller form from freshwater. In the larger form, indeed, it is exceedingly distinct and can hardly be misinterpreted. Furthermore, *Pseudospirae* and certain filamentar Bacteria possess a similar chambered structure; and it probably occurs also in some *Bacilli* of the *flexilis* type.

The chambered structure of the Spirochaets seems to have been first recognised by LAVERAN and MESNIL (1901). And although subsequent workers have interpreted the chambering in different

---

[1]) "Kammerung" SCHELLACK (1909); GROSS (1910).



ways, I think that several recent workers [Schellack (1909), Gross (1910), Doflein (1911)] are essentially in agreement with me as to the actual facts. There is, however, an important point in interpretation which has recently been raised by Gross (1911), and which requires some further discussion.

Gross (1911) now regards the Spirochaets — or at least *Cristispira* and *Saprospira* — as multicellular organisms. I think this is incorrect, and for the following reasons. The chambered structure is essentially different from a cellular structure. And although the chambers may be very distinct in some forms, they are by no means so in all. There is certainly but little justification for calling the faint transverse septa in such a form as *C. anodontae* by the name of "cell walls". In the second place, the results of plasmolysing spirochaets and bacteria possessing a chambered structure are such as to show quite clearly that the chambers are not cells. A *Cristispira* or *Saprospira* plasmolyses as a whole — the individual chambers do not plasmolyse separately, like the "cells" of a filament of *Spirogyra* or *Oscillatoria*, or of a multicellular plant. Thirdly, the morphology of certain bacteria shows quite clearly that the chambered structure is merely a modification of the more usual alveolar structure of protoplasm. As I have already pointed out, the *Spirilla* from the cockroach possess an alveolar protoplasm: and this may be modified in places into the typical chambered form. In the same organism, we can see "chambers" and irregular smaller alveoli, and there is nothing to indicate that there is any essential difference between the two. On the other hand, there can be no reasonable doubt that the "chambers" and "alveoli" are the same sort of thing — both being forms of the "honeycomb" or "foam" structure which may be seen so frequently in fixed protoplasm, as Bütschli long ago showed.

If Gross still maintains that the Spirochaets are multicellular plants, he must, I think, admit that a "cell" in these organisms is something quite different from a "cell" in other plants. And therefore it is not proper to call the chambers "cells". In my opinion, the Spirochaets are non-cellular organisms[1]) — like all other Protista.

It might be urged that the protoplasmic chambers are really artifacts, produced by the action of fixing agents — just as it has

---

[1]) I use the word non-cellular in preference to the more usual "unicellular", for reasons which I have given elsewhere (1911 b).

been said that BÜTSCHLI's alveoli are really artifacts. There is, I think, some justification for such a view: yet none the less, I think that a chambered structure really exists in many Spirochaets and Bacteria (cf. DOBELL 1911 a). GROSS (1911) states that he could see the chambers in living *Saprospirae*, and I believe they may be seen also in some of the larger *Cristispirae* and in the "large *Spirilla* from freshwater", when still alive and in a normal condition. In *Pseudospira* also, I believe I have been able to distinguish the chambers in the living organisms. But in all of these cases, the observations are, I think, open to various objections. That a chambered structure exists in living Spirochaets is probable, but not fully proven.

Whether the Spirochaets are nucleate or not, cannot at present be decided. In my opinion, the granules occurring in the region of the transverse septa forming the chambers, are probably of a chromatic substance, and constitute a modification of the chromidial form of nucleus possessed by some Bacteria (see DOBELL 1911). But it is quite certain that the "nuclear" structures originally described by PERRIN, and subsequently by a large number of other workers, are artifacts.

The Means of Movement in Spirochaets. — One of the most striking features of the Spirochaetoidea is the way in which movements are effected. The movements of nearly all Spirochaets are extremely rapid, and yet there appear to be no special organs of locomotion in any species.

It may be stated now with confidence, I believe, that most of the Spirochaets do not possess flagella or cilia [cf. SCHELLACK (1909), GROSS (1910), DOBELL (1911 a) etc.]. I have not been able to find such structures in any true Spirochaet, but it is possible that terminal flagella are present in some of the small species of *Treponema*. They have been described by SCHAUDINN (1905) in *T. pallidum*, and more recently in the same form by LEVADITI (1911). There is, however, some doubt whether these "flagella" really are such.

The crista of *Cristispira* may perhaps — as some writers have maintained — be connected with locomotion. But I think it probable that this organ is chiefly skeletal in function. In any case, it is difficult to understand how a crista — or the axial fibre of a *Spirochaeta* — could bring about the very rapid locomotory movements which are so characteristic of spirochaets. Moreover, *Sapro-*

spira moves fairly actively, but certainly possesses no organ similar to a crista.

Spirulina moves more slowly than a Spirochaet, but also possesses no visible organs of locomotion. The secretion of mucus appears to play some part in its gliding movements, but such a secretion can hardly be held to account for the extremely rapid movements of Spirochaets. *Pseudospira*, which moves in many ways like a Spirochaet, is furnished with a covering of delicate cilia — like the *Bacilli* of the *flexilis* type. The *Spirilla* and *Paraspirillum*, which also move like Spirochaets in many respects, are also provided with locomotory organs, in the form of terminal flagella.

The Spirochaets all appear to move without any special organs for the purpose — or, in other words, as there are no visible means of movement, it must be assumed that the whole body is possessed of the power of moving. The movements of the Spirochaets, therefore, — like those of the Diatoms and Oscillatorians — are still surrounded in mystery.

The Metachromatic Granules of Spirochaets. -- I have shown that metachromatic granules (volutin granules) occur in several Spirochaets. They are nearly always present in *Saprospira flexuosa*: they are occasionally to be found in *Cristispirae*. Their precence in *Treponema* has not been proved, but they may be present in these organisms. Frl. ZUELZER (1910) has described them in *Spirochaeta plicatilis*.

In all the spirochaets which I have studied, the metachromatic granules are situate in the transverse septa which form the chamber walls. They occupy a similar position in *Pseudospira*, *Spirilla*, and some other bacteria which possess a chambered structure. They are present also in *Paraspirillum*.

Metachromatic granules are present in nearly all Cyanophyceae. They always occur, however, within the nucleus in these organisms. Their position in *Spirulina* and *Saprospira* is therefore very different, though the granules seem to be of the same nature.

I have already discussed (DOBELL 1911)[1]) the metachromatic granules of the Bacteria. But it may not be out of place to point out once more that, although characteristic of most Spirochaets, Bacteria, and Cyanophyceae, they are by no means confined to these groups. They occur in Diatoms, Desmids, Yeasts and many Phytoflagellates. They are common in most of the Protophyta, but have

---

[1]) Cf. also GUILLIERMOND (1910).

been recorded in relatively few Protozoa. The presence or absence of metachromatic granules, therefore, furnishes us with no criterion for judging of the affinities of the Spirochaets. But their occurrence in Spirochaets and Bacteria is not without importance, especially when the similarity in their position in the organism is considered.

Metachromatic granules must be regarded as reserve material stored up in the organism. They are probably formed, I think, from chromatin substance in the nucleus; but I have never been able to prove this. In any case, it is quite certain that the metachromatic granules are not living constituents of the organism; they are non-living inclusions in the protoplasm.

The Method of Division in Spirochaets. — All the Spirochaets which I have studied divide transversely. I have obtained no evidence at all of longitudinal division.

There is now a considerable mass of evidence to show that longitudinal division does not occur in any Spirochaets. The matter has been well discussed by SWELLENGREBEL (1907, 1909), SCHELLACK (1909) and GROSS (1910) among others, and I have frequently had to reiterate, both in the present paper and elsewhere, that all Spirochaets which have been adequately investigated divide in a transverse direction. The longitudinal division which has so frequently been described is apparently based upon misinterpretation of the appearances observed. I have read a very large number of works which profess to show that Spirochaets divide longitudinally, but not one of these — to my mind — carries the slightest conviction. After studying many Spirochaets for a long time, I am so convinced that transverse division is the only kind which occurs, that I am just a incredulous of the accounts of longitudinal division in Spirochaets as I should be if anybody told me that he had seen a *Bacillus* or a man multiply in this fashion. The evidence upon which I base my belief that Spirochaets do not divide longitudinally is, indeed, of a similar sort to that upon which I base my belief that *Bacilli* and men do not divide in this manner. In fact, unusually strong and unimpeachable evidence to the contrary would have to be forthcoming to convince any critical observer.

The idea that the Spirochaets divide longitudinally originated with SCHAUDINN, who has indeed exercised a most remarkable influence over nearly all subsequent workers upon the group. SCHAUDINN himself (1907) said he was able to observe longitudinal division on three occasions in living *Treponema pallidum*. I believe, however, that he misinterpreted what he saw. I would say this of any of

his followers with confidence: but in the case of such an accurate observer as SCHAUDINN I have some compunction — especially as I have not myself studied *T. pallidum.* Nevertheless, it must not be forgotten that errors of observation play an important part in all work upon exceedingly small organisms. It is certain that the *Cristispirae* multiply by transverse division only. And yet, in spite of the fact that these organisms are gigantic as compared with a *Treponema pallidum*, there are still workers who profess to have seen longitudinal division in them. If mistakes of this sort can occur in the case of *Cristispira*, how much more likely are they to occur in the case of a *Treponema?* Only those who have worked for a long time with these organisms can appreciate the difficulties involved in their investigation.

It may now be safely concluded that all the Spirochaets multiply by transverse division.[1]) The only differences which are found are in matters of detail; some multiplying by simple division into two, others by multiple division. *Treponema* and *Cristispira* belong to the former group, *Saprospira* and *Spirochaeta* to the latter. The division of *Treponema* and *Cristispira* was first accurately described by SWELLENGREBEL (1907). His observations have been confirmed in all essential points by SCHELLACK, GROSS and myself and have been extended to a number of different forms. The method of multiple division in *Saprospira* has been investigated independently and in different forms by GROSS and myself, and we have reached similar conclusions. Multiple division in *Spirochaeta plicatilis* was first described by EHRENBERG, and subsequently observed by SCHAUDINN and ZUELZER. I have shown in the present paper that *S. fulgurans* and *S. minima* multiply in a similar manner.

The details of the process of division in *Cristispira* and *Treponema* are similar to those observable in many bacteria. *Cristispira* and *Pseudospira* divide in quite a similar manner, and their method of division is in many respects similar to that of the *Bacilli* of *flexilis* type. The division of *Cristispira*, however, is accompanied by incurvation, which seems to be peculiar to this genus. The multiple division of *Saprospira* is closely similar to that of certain filamentar Bacteria — in fact the process is almost the same in both, down

[1]) A tabular list of observations recorded on the division of Spirochaets will be found in a paper by Miss MACKINNON (1909). It may be noted that the evidence which she adduces in support of longitudinal division is quite inconclusive. There is also an error in the table, where (p. 271) SCHAUDINN is placed among those who advocate transverse division in *T. pallidum.*



to the smallest detail. The actual division itself is, moreover, similar in *Cristispira*, *Treponema*, *Saprospira*, *Pseudospira*, and the filamentar Bacteria with a chambered structure.

Concerning the details of division in *Spirochaeta*, I can say but little, as the forms which I have studied are too small for accurate investigation. But the method of dividing seems to be similar in many ways to that of *Treponema*. It is not without interest to recall that certain authors have figured stages which seem to indicate that multiple division may occasionally occur in *Treponema*. [See, for example, fig. 48, Pl. 5, in the paper by KRZYSZTALOWICZ and SIEDLECKI (1908) on *T. pallidum*.]

Multiple transverse division occurs in *Spirulina* (and probably in *Arthrospira*), but it is in many respects different from the multiple division of Spirochaets. It appears to be more like the hormogone formation of Oscillatorians.

The Life-cycles of the Spirochaets. — It will be apparent to anybody who has read the earlier part of this paper that my own work has revealed no very complex life-cycles among the Spirochaets. I have found that all forms which I have studied possess a life-cycle which is essentially as follows: A large individual reproduces by dividing transversely into two or more small individuals, which then grow into large individuals and repeat the process. I have found no resting stages, no sexual phenomena, no polymorphism in any *Spirochaeta*, *Cristispira*, *Treponema* or *Saprospira*. Other workers, however, have attributed remarkable and complex life-cycles to the Spirochaets, and it is therefore necessary to consider the most important of these. Because I have not been able to find spores, conjugation, etc. in any Spirochaets, I do not of course claim to have proved that these do not occur: but I wish to emphasize that most of the evidence adduced by others to prove the existence of these stages is either inconclusive or capable of disproof.

The early work of SCHAUDINN (1904) on "*Spirochaeta ziemanni*" of KRZYSZTALOWICZ and SIEDLECKI (1905) on *Treponema pallidum* and of PERRIN (1906) on *Cristispira balbianii*, seemed to point to the existence of sexual differentiation, conjugation and spore-formation in the Spirochaets. Nevertheless, subsequent work on all these forms has shown most clearly that the conclusions of all these workers were really based upon misinterpretation of the facts. Now that it is realized that the Spirochaets have nothing whatever to do with the Trypanosomes, it is superfluous to criticize this work in detail. The interpretations were founded upon analogy with the

supposed development of Trypanosomes: and now that the foundation has been removed, the interpretation should naturally have been swept away. "*Spirochaeta ziemanni*" no longer exists: "*Trypanosoma luis*" has also vanished: "*Trypanosoma balbianii*" has resolved itself into three different species of *Cristispira*. But for all that, though the foundations of the belief have gone, the belief itself still exercises some influence. It would now need a second SCHAUDINN to lead the feet of his followers back to the proper path.

There is no good evidence of sexual phenomena of any sort in the Spirochaets. I need not enter into a discussion of this matter, as I think there is now scarcely anybody who has worked upon these organisms for any length of time, and who is acquainted with the work of others, who would contradict this statement.

When we come to consider the existence of certain other stages, however, we find that there are some remarkable observations which require consideration. I refer to the "resting stages" which several observers have described — stages which have sometimes been called "spores", "granules" etc. The work of three different investigators must be mentioned in this connexion. I will consider them severally.

1. LEISHMAN (1910) has described a remarkable and extremely interesting development of *Treponema duttoni* in the tick, *Ornithodoros*. He believes that the spirochaets break up into "chromatin" [1]) granules in the body of the tick — in the gut and Malpighian tubules especially. These granules were found in the eggs of infected ticks, and were also observed in spermatozoa. [2]) The granules appear to be the means whereby the spirochaets are transmitted from parent to offspring in the tick. LEISHMAN believes that he has obtained evidence of the transformation of these granules back into typical spirochaet forms.

The interest attaching to these observations is obvious. The only thing which makes me hesitate to accept them is the incompleteness of the published evidence, and the obvious objections which arise from the cytological point of view. The evidence is

[1]) It is not justifiable — without further evidence — to call these granules "chromatin", or to draw any conclusions regarding their nuclear nature.

[2]) I do not understand how it is possible to demonstrate these "chromatin" granules in spermatozoa by means of the method employed by LEISHMAN, but he states definitely that he has detected them. These observations are, of course, of extreme interest in connexion with the method of transmission of syphilis and other spirochaetoses.

chiefly based, it seems to me, upon stained material: and the technique employed (presumably the preparations were dried and stained with LEISHMAN's modification of ROMANOWSKY's stain) is not sufficiently trustworthy for any very definite conclusions to be drawn.

Some of LEISHMAN's observations have been recently confirmed by HINDLE (1911). Yet I do not think that at present there is sufficient evidence to warrant definite conclusions with regard to the life-cycle of *T. duttoni.* The recorded observations are interesting, and possibly of supreme importance, but until more evidence — from a study of living spirochaets, and those treated by suitable cytological methods — is forthcoming, it is premature to describe the life-cycle of *T. duttoni* from these experiments.

2. BALFOUR (1908) has described an intracorpuscular granular stage in the life history of a *Treponema* infecting Sudanese fowls. I cannot, however, find any good evidence in his paper that these intracorpuscular granules of "chromatin" really are developmental forms of the *Treponema.* The granules are found, apparently, in late stages of infection, and there is certainly a possibility of their being formed by the disintegration of the nuclei of the red corpuscles themselves.[1]) The figures on Pl. VI of BALFOUR's paper suggest this very strongly, though he states (p. 50) "I was able to assure myself that they did not represent any degenerative condition of the corpuscles associated with .... extrusion of nuclear substance". The evidence upon which this assurance rests is not given, however. On p. 49 he writes "The staining reaction rather resembles that of the corpuscular nuclei, though it is not quite the same": yet the colours shown in the plate (reproduced by a three-colour process) are in many cases *exactly* the same. Dried films made by the methods described are not capable of proving the presence of chromatin, or even of demonstrating the finer structure or division of these intracorpuscular bodies. Further, no stages intermediate between typical spirochaets and granules are given, so that one is at a loss to understand how any genetic connexion has been established between them. The proof appears to be that "Dr. SAMBON decided the matter by declaring that these bodies .... were really intracorpuscular forms of the spirochaet", (p. 51). This decree was pronounced after examining some stained preparations only, and it obviously carries no conviction.

[1]) The disintegration of the nuclei, or extrusion of parts of their substance, is conceivably a reaction to the toxic substances produced by the spirochaets in the blood.



It is quite possible that these intracorpuscular granules really are developmental forms of spirochaets, but I cannot find any evidence that this is so.

Balfour (1911) in a recent note describes how the granules are "shed off" by the spirochaets. But still there is no evidence that the granules are living structures, and capable of developing into spirochaets again. It is also remarkable that the granules are now said not to stain with Romanowsky's stain. The intracorpuscular granules — as also Leishman's granules — were stated to stain like chromatin by this method. The discrepancy is not explained: nor is it stated how these granules get *inside* the red blood corpuscles.

These observations are certainly interesting, but I think Balfour's conclusions can hardly be accepted without further evidence.

3. Gross (1911) has described a remarkable method of "spore formation" in *Saprospira grandis.* Each organism appears to be able to form a number of spores, one from each chamber. The "sporulating" individuals were fixed with Flemming's fluid, and stained with Heidenhain's iron-haematoxylin, so that their existence appears to be established. At all events, no objection can be made against Gross's results on account of his technique. It still remains to be proved, however, that the round bodies which Gross describes are really spores. Unfortunately, I have never been able to find similar "spores" in *Saprospira flexuosa*, and Gross also failed to find them in *S. nana.*

The "spores" are formed quite differently from any spores with which I am acquainted. The method of spore formation appears to be quite unlike that of bacteria — but it is also unlike that of any protozoon. If a *Saprospira* is really "multicellular" — like, for example, a trichome of *Anabaena* — the spores would seem to resemble those found in some Cyanophyceae. But this seems to me to be an incorrect and misleading analogy.

If the "spores" of *Saprospira* really are spores it is possible that this organism explains in part the results obtained by Leishman and Balfour. The "granules" of the latter may be spores like those of *Saprospira*, and may be formed in the same way. It is possible that all the Spirochaets are capable of forming spores — each organism giving rise not to a single spore, as is usual in the Bacteria, but to a large number of spores of a peculiar form. It is most unfortunate that the "spores" of *Saprospira* have never been

seen to germinate. Until this can be established, it is impossible to determine their true nature.

"Granular resting forms" of spirochaets were first mentioned by SCHAUDINN, in *T. pallidum.* But the only descriptions of such stages in the life-cycle — that is, the only ones to which much importance can be attached — are, I think, those of LEISHMAN BALFOUR and GROSS, which I have just mentioned. It is evident that much doubt still surrounds all these observations, though it is possible that they are, in the main, correct. In view of the technical difficulties which are involved in investigations of this sort, and the lack of precise and conclusive information on certain crucial points, I think I am justified in stating that there is as yet no proof that spores or resting stages occur in any spirochaet. It may be probable that they occur, but it is by no means proved.

It is possible that BOSANQUET's (1911) observations, to which I have already referred, indicate that spore formation of a kind similar to that of *Saprospira* occurs in *Cristispira.* But the evidence which he brings forward is so obviously open to objections in almost every respect, that it will be unnecessary to discuss it here.

What is "*Glaucospira*"? — Nearly twenty years ago, LAGERHEIM (1892) published a brief note on some remarkable organisms for which he created the new genus *Glaucospira.* They were said to be typical *Spirochaeta* forms (like *S. plicatilis*) but differing from all other Spirochaets in that they possessed phycocyanin — being therefore coloured blue-green like many Cyanophyceae. LAGERHEIM (who regarded *Spirochaeta* as a bacterial form) accordingly believed that his new organisms formed „ein Bindeglied zwischen Bakterien und Nostocaceen".

SCHELLACK (1909) and others have recently drawn attention to these observations, and have supposed that in them the solution of the spirochaet problem may lie. The Spirochaets may be colourless members of the Cyanophyceae — and therefore neither Bacteria nor Protozoa.

Now in spite of many endeavours to obtain these organisms, I have never been successful. I have never found any Spirochaet which is really coloured — that is, which contains chromophyll of any sort. And so far as I can ascertain, only one observer besides LAGERHEIM — namely, DOFLEIN (1911) — has found "*Glaucospirae*". I propose, therefore, to consider the observations of these two workers, in order to find out how much importance must be attached to them.

The matter is obviously of interest in connexion with the affinities of the Spirochaetoidea.

If we turn to LAGERHEIM's paper, we find that it is remarkably vague and unsatisfying. We find that he discovered two organisms, of different sizes, living among Cyanophyceae near Quito (Equador). He says they possessed phycocyanin — though this statement is founded merely upon the fact that they appeared to be bluish-green in colour. LAGERHEIM calls his two organisms "*Glaucospira agilissima*" and "*G. tenuior*". The former is thus defined: "Fäden sehr eng spiralig gewunden, anscheinend 2 μ dick, blaugrün, äußerst lebhaft beweglich". "*G. tenuior*" is defined as: "wie vorige, aber etwas dünner und heller gefärbt".

I do not think any great weight can be attached to these statements. LAGERHEIM has certainly not proved that his organisms possess phycocyanin — which is the only point of interest in his observations. The thickness of the larger organism is said to be "apparently 2 μ", so it may have been really less: the smaller is stated to have been less even than this. Now it seems to me questionable whether phycocyanin — even if present — can be distinctly seen in very small organisms. LAGERHEIM does not state what sort of optical apparatus be employed for his observations. Many very small and refractive bodies — for example, many bacilli — appear to be of a greenish colour when examined under the microscope with an immersion lens and an ordinary ABBE condenser. But this is merely an optical effect, and not due to the presence of any colouring substance in them. If the thickness of an organism is so small that it approximates in diameter to one wave-length of the colouring matter which it contains in solution, I think it is extremely doubtful whether the colour could be distinctly seen. It is quite probable, moreover, that LAGERHEIM did not use lenses specially corrected for colour, and he does not state that he used an achromatic condenser — without which his observations are unreliable. These doubts are based largely upon my own experience. I know that some very small Cyanophyceae which in bulk are deeply coloured and certainly contain chromophyll, when seen individually under the microscope are certainly almost colourless. By merely observing them under the microscope, it is not possible to state with certainty that they contain colouring matter — even with the best apochromatic objectives and an achromatic condenser. I may add that my own colour vision is unusually acute. In an organism 2 μ thick, phycocyanin can be seen: but in smaller organisms

— at all events, in those less than 1 μ in diameter — it is, I think, extremely doubtful. And as we have seen, LAGERHEIM's larger organism is only "apparently 2 μ thick" — a statement which does not sound very convincing. It must also be remembered that the organisms are of a spiral shape, and very actively motile. We do not know what optical apparatus was at LAGERHEIM's disposal in Equador in 1892.

It is quite possible, I think, that LAGERHEIM was mistaken. His "*Glaucospira*" was possibly a colourless *Spirochaeta*. At least his record does not prove that it was not. One certainly is not justified in drawing any far-reaching conclusion from his fragmentary notes.

DOFLEIN (1911) has recently described two curious organisms "welche möglicherweise nahe Beziehungen zu der LAGERHEIM'schen *Glaucospira* aufweisen". Both organisms are said to move "sehr rasch", to be coloured blue-green, and to be spirally wound. Unfortunately, the dimensions of these organisms are not given, and the figures of them furnish but little information. From DOFLEIN's very brief and casual description, I cannot form any definite opinion of the real nature of these two organisms. From the figures, it is possible that "*Glaucospira* sp." (Fig. 16) is a *Spirochaeta*, and the "*Glaucospira* ähnlicher Organismus" (Fig. 17) is a *Spirulina*.

As in the case of LAGERHEIM's observations, DOFLEIN's description is not sufficient for any satisfactory conclusion to be drawn. He does not state that he used apochromatic objectives and an achromatic condenser. It is to be hoped that more information regarding these remarkable organisms will be soon forthcoming. Until then, however, judgment of them must be suspended. It is possible that an achromatic condenser would prove that *Glaucospira* does not exist.

I think it will now be obvious that "*Glaucospira*" cannot be held to prove that the Spirochaets are related to the Cyanophyceae, because this form is surrounded with so much uncertainty. But even if it can be shown that there are coloured Spirochaets, that does not necessarily prove that they are Cyanophyceae. Coloured Bacteria are also known. My own researches have shown moreover that *Spirulina* differs very much from all Spirochaets: the resemblances existing between the two are merely those general resemblances which exist between all Bacteria and Cyanophyceae, and which mark the close relations existing between these two groups.

Systematic.

I will now endeavour to determine the systematic position of the Spirochaetoidea in the light of my observations and the conclusions which I have drawn from them in the analytic part of this paper. The method [1]) which I shall employ for this end will be that which I have already indicated. That is to say, I shall consider the Spirochaets themselves from the point of view of their morphology and life-histories — so far as these have been ascertained — and shall then consider them in these respects comparatively with the Protozoa, the Bacteria, and the Cyanophyceae.

In the first place, the following question must be answered. Do the Spirochaets form a definite and independent group of organisms? Or, in other words, are all the different organisms which are called "Spirochaets" more closely related to one another than to other organisms?

Let us consider the Spirochaets themselves, and compare them with one another. There are, I believe, only four different known kinds of Spirochaet, and these can be correspondingly placed in four different genera — *Spirochaeta*, *Cristispira*, *Treponema*, *Saprospira*. All these organisms possess a number of characters in common, of which the most important are the following: [2]) They possess no antero-posterior polarity; the body is spirally wound, flexible and covered by a pellicle; all are motile, but possess no special organs of locomotion; they are plasmolysable; they contain no colouring matter [3]) and no cyanophycin granules; they divide transversely — division being simple (*Treponema*, *Cristispira*) or multiple (*Spirochaeta*, *Saprospira*); the protoplasm possesses a peculiar chambered structure (doubtful in *Spirochaeta*); metachromatic granules are present (doubtful in *Treponema*); no sexual phenomena are known; the nucleus is probably a modified form of the chromidial nucleus. In addition to these general characters we may add that an axial band-like thickening of the pellicle occurs in *Cristispira* (the crista) and

[1]) Whether this method is the only correct one or not, need not be discussed here. But I may point out that it is the one method of classification which is used for all animals and plants. If we are to classify the Spirochaets — using the word "classify" in the same sense as we use it for other living organisms — it is obvious that we must use the same methods.

[2]) I shall confine myself to a consideration of these characters alone, as they are — in my opinion — the only characters of which we have precise knowledge.

[3]) "*Glaucospira*" is a possible exception (see p. 216)

Spirochaeta (the axial fibre); and that the different species in every genus may differ considerably from one another in size, though the individuals of each species differ from one another in length but not in breadth.[1])

Now if we compare these characters with those of the Trypanosomes, we see that the only characters common to both are — a flexible body, clothed with a pellicle; the absence of chromophyll and cyanophycin; the presence of metachromatic granules (occasionally found in Trypanosomes, cf. SWELLENGREBEL, 1908); absence of conclusive evidence of sexuality.[2]) The Trypanosomes are, of course motile; but they possess special organs of locomotion (flagellum and undulating membrane) which are not found in the Spirochaets. Concerning the common characters, it must be noted that the possession of a flexible body, clothed with a pellicle, is a character found in many Protista (e. g. Gregarines, Ciliates): that metachromatic granules occur in many Protista, from which also chromophyll and cyanophycin are frequently absent: and that sexual phenomena, though not yet demonstrated in Trypanosomes, occur in many other flagellates. It may be noted also, that there are a few flagellates (e. g. *Oxyrrhis*) which divide transversely, but that longitudinal division occurs in the great majority, and is characteristic of the group as a whole.

Apart then from a few characters common to other protists, the Trypanosomes — and Flagellates in general — are very different from the Spirochaets. The differences are even more marked when we consider the characters peculiar to the Flagellates — that is, their nuclear arrangements, life-histories, etc. It will hardly be necessary to discuss these in detail.

Let us now consider the characters of the Spirochaetoidea as compared with the Cyanophyceae. It is apparent that there is a greater degree of resemblance here, for the characters common to both are: absence of antero-posterior polarity; presence of a spiral flexible body clothed with a pellicle; absence of organs of locomotion;

---

[1]) The individual differences are due to growth — and I do not mean that no variation in breadth is found. Of course, the breadth of spirochaets is subject to individual fluctuations — like all characters in all organisms. The important point is that the Spirochaets, like the Bacteria, grow in one dimension of space — in length — only: whereas the Protozoa and all animals increase in size in three dimensions.

[2]) It is, of course, by no means proved that the Trypanosomes do not possess a sexual cycle — though its existence has never been proved.



plasmolysability; transverse division; metachromatic granules; variation in length but not in breadth in individuals of the same species; absence of sexual phenomena. The Cyanophyceae differ from the Spirochaetoidea in possessing chromophyll and cyanophycin, in cytoplasmic and nuclear structure, and in lacking a crista or homologous organ — which, however, is also lacking in many Spirochaets. The Cyanophyceae as a group, therefore, bear a considerable resemblance to the Spirochaetoidea.

Finally, let us compare the Bacteria with the Spirochaetoidea. We find at once that the common characters are very numerous. In fact, there is only a single feature in which the Spirochaets differ from the Bacteria: namely, the Bacteria are motile by means of special organs of locomotion, whereas no such organs exist in the Spirochaets.[1] In both groups there is no antero-posterior polarity; in both the body may be spiral — though of course it is not always so in Bacteria; in both we find it may be flexible, and is covered with a pellicle; in both plasmolysis can be brought about; in both cyanophycin and chromophyll are characteristically absent — though some few Bacteria possess the latter; in both transverse division — either simple or multiple — occurs; in both the protoplasm may be chambered, and the nucleus may be of a chromidial form; in both metachromatic granules are frequently present; in both sexual phenomena are absent; in both we find a crista — or its homologue, an axial fibre — in some forms; and in both, finally, we find a similar individual variation in relative dimensions, due to the mode of growth.

It is quite obvious, therefore, that the Spirochaetoidea resemble the Bacteria to a most remarkable degree. They differ from them in only one feature.

The Spirochaetoidea are fundamentally different from the Flagellata: they resemble the Cyanophyceae in many ways: but they are almost indistinguishable from the Bacteria. In order to make this clearer, I subjoin a table in which the chief characters of the Spirochaets are shown in comparison with the Bacteria, the Cyanophyceae, and the Flagellata. (The presence of a character is indicated by a +, its absence by a —; ± indicating that it may be present or absent.)

[1]) Among the Trichobacteria, however, there are certain forms which are motile, but possess no flagella (e. g. *Beggiatoa*). The movements of these forms resemble those of the Cyanophyceae.



Group	Antero-posterior polarity	Spiral body	Flexibility	Pellicle	Plasmolysis	Chromophyll	Cyanophycin	Transverse division	Metachromatic granules	Chambered protoplasm	Chromidial nucleus	Sexual phenomena	Individual variation in length, but not in breadth	Crista or similar organ	Organs of locomotion	No. of characters in common with the Spirochaetoidea
Spirochaetoidea	—	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	—	+	±	—	[= 15]
Bacteria	—	±	±	+	+	±	—	+	+	±	±	—	+	±	+	14
Cyanophyceae	—	±	±	+	+	+	+	+	+	—	—	-	+	—	—	11
Flagellata	+	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	5

This table is not absolutely correct, but it is approximately so For example, the Flagellata are represented as not dividing transversely, although this occurs very exceptionally in the group.

I think I can now answer the question asked on p. 219. Considered in the way I have adopted, the Spirochaets form a definite group of organisms. They possess well-marked characters which connect them into a coherent group among themselves. When considered in relation to other groups of organisms, they are sharply separated from the Flagellata: they show many resemblances to the Cyanophyceae: but they can be separated by only a single character from the Bacteria. The likeness to the last group is so remarkable, that I have now no hesitation in saying that the Spirochaets must be classified with the Bacteria, which are their closest relations.

How is it that the Spirochaets resemble the Cyanophyceae in so many ways? The correct answer to this is, I believe, as follows. The Bacteria and the Cyanophyceae are both members of the very same group: they are not really two different sets of distantly related organisms, but branches of the same tree. They are so closely related that it is almost impossible to draw a dividing line between them.[1]) If the Spirochaets are a subdivision of the Bacteria,

[1]) I reserve a discussion of this matter until I am able to publish the results of my researches on the Cyanophyceae and other related organisms. But I may point out here that I believe that the Cyanophyceae are not properly called "blue-green Algae": for they are by no means always blue-green, and have very little in common with the Algae.

there is therefore very good reason why they should bear a general resemblance to the Cyanophyceae.

The immense group Bacteria + Cyanophyceae may be called — following Cohn — the Schizophyta. It is quite clear that the Spirochaetoidea belong to this group of Protista, and to no other group. It is also extremely probable that, among the Schizophyta, the Bacteria and Spirochaetoidea must be grouped together and separated somewhat from the Cyanophyceae. Between the Bacteria and the Cyanophyceae, however, it is not easy to draw any sharp line: and between the Bacteria and Spirochaetoidea it is even more difficult to do so. The Bacteria, to a certain extent, connect the Spirochaetoidea with the Cyanophyceae. This can be shown more clearly by the aid of a table, which is given below. In this table, the presence of a character is shown by a + in the corresponding column. The organisms selected are those upon which I have

Organisms	Crista	Axial fibre	Chambered protoplasm	Flexibility	Metachromatic grans.	Transverse division	Flagella	Chromophyll	Cyanophycin grans.	Systematic position
Cristispira [1] [2]	+		+	+	±	+				Spirochaetoidea
Spirochaeta [1]		+	?	+	+	+				Spirochaetoidea
Spirillum [1] [3]		±	±		+	+	+			Bacteria
Treponema [1]		?	+	+	?	+	?			Spirochaetoidea
Saprospira [1]			+	+	+	+				Spirochaetoidea
Pseudospira [1]			+	+	+	+	+			Bacteria
Filamentar Bacteria [1]			+	+	?	+	+			Bacteria
Paraspirillum [4]				+	+	+	+			Bacteria
B. flexilis group. [3]				+	+	+	+			Bacteria
Spirulina [1]				+	+	+		+		Cyanophyceae
Arthrospira [1]				+	+	+		+	+	Cyanophyceae

[1] Described in present paper. For *Spirochaeta* see also Zuelzer (1910).
[2] See Dobell (1911 a).
[3] See Dobell (1908), (1911).
[4] See Dobell (1911 c).

worked, and of which I am therefore able to speak with some confidence. Some of the general characters — e. g. polarity, etc. — common to all these groups of Schizophyta, have been omitted.

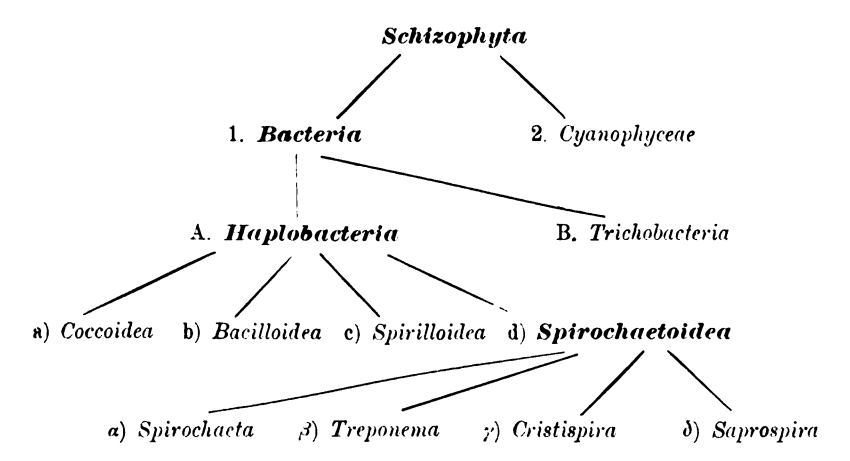
This table, I think, explains itself. It shows quite clearly that the Spirochaets, Bacteria, and Cyanophyceae form a series, in which the two former groups overlap.

It is at present impossible to classify the Schizophyta properly, because the life-histories of the various members of the group are so little known. It is not known to what extent both Bacteria and Cyanophyceae are pleomorphic, though there is evidence of pleomorphism in both groups. Among the Bacteria, we may for the present distinguish three different sets of forms — the Cocci, Bacilli, and Spirilla. But since it is probable that these forms are in many cases merely transitory stages in a pleomorphic life-history, it is obvious that these three groups are nothing more than convenient compartments in which we can temporarily place our fragmentary findings. Now it seems to me that the Spirochaetoidea form just such another group as the Cocci, Bacilli, or Spirilla. Although the Spirochaets form a fairly definite group — as, for example, do the Spirilla — it is by no means impossible that they also are transitory forms of pleomorphic organisms. More than one worker has, indeed, described spirochaet forms of pleomorphic Bacteria, (cf. for example, BILLET 1890). Certain observations which have been made upon the Spirochaets thus acquire a new significance. The "spores" of *Saprospira grandis*, and the granular forms of *Treponema* may be coccus forms of these organisms, which are in reality pleomorphic. This is merely a suggestion, but it appears to me not unjustified.[1])

It is, I think, advisable for the present to classify the filamentar Bacteria — *Cladothrix*, *Beggiatoa*, etc. — in a group apart from the simple forms like *Bacilli*, *Spirilla*, etc. These two groups may be suitably called by the names already in use — the Trichobacteria and Haplobacteria. Of the Spirochaetoidea there are, as I have already shown, four different sets of forms which may be temporarily assigned a generic rank. I therefore propose the following tentative classification of the Spirochaetoidea. It appears to me to be the only classification which is in accord with our present knowledge of these organisms.

[1]) In a note just published by BALFOUR (Brit. Med. Journ. Nov. 11, 1911, p. 1268) it is stated that the "granules" of *Treponema* are motile. This — if true — is strong evidence against the interpretation of them as spores, but is quite consistent with the view given above.





Before passing to a brief consideration of the views of certain other workers on the systematic position of the Spirochaets, I must mention a matter which is of some importance — the systematic position of *Spirulina*.

It is evident that *Spirulina* is a very aberrant member of the Cyanophyceae. It differs considerably from all the other filamentar forms belonging to this group. Gomont (1892) in his monograph of the Oscillariaceae, divides this group into two tribes — the Vaginariae and the Lingbyae. The latter he sub-divides into three subtribes — Lingbyoideae, Oscillarioideae, Spirulinoideae. He places *Arthrospira* among the Oscillarioideae, in company with *Phormidium*, *Borzia*, *Trichodesmium* and *Oscillatoria*. In the subtribe Spirulinoideae he places *Spirulina* alone. But concerning this last group he says: "Ce groupe d'espèces me paraît par sa structure si distinct des autres Oscillariées que, n'était le désir de me conformer aux anciennes traditions, j'aurais été tenté de l'exclure du présent travail".

I agree completely with Gomont. Moreover I think it is quite certain that *Spirulina* is but distantly related to the Spirochaets: and it should, for the present, be placed in an isolated position among the other Cyanophyceae.

I will now conclude this section by briefly discussing some of the views which have been put forward by others in connexion with the systematic position of the Spirochaets.

A very large number of workers have advocated the view that the Spirochaets are allied to the Trypanosomes. This view was

originated by SCHAUDINN, and has been upheld by many of his followers — notably by PROWAZEK, HARTMANN, KEYSSELITZ, KRZYSZTALOWICZ and SIEDLECKI, and GONDER. It may now be definitely stated that this view is untenable. It is quite clear that, whatever their real systematic position may be, the Spirochaets cannot be regarded as flagellate Protozoa or their allies. I have already pointed this out so often in the present paper, and elsewhere (1911 a), that it will be unnecessary to say any more about it here. The Trypanosome hypothesis is dead, and does not need killing again.

It follows that the proposal of KRZYSZTALOWICZ and SIEDLECKI (1908) to form a new group of the Flagellata — the Spirilloflagellata — to contain the Spirochaets, cannot be accepted. Nor can we accept the numerous proposals which have been made to classify the Spirochaets, not among the Flagellata or Trypanosomidae, but as a kind of appendix to these groups. There is nothing to justify such procedure: but on the contrary, .there is a great deal to be urged against it.

Again, I can see no justification for placing the Spirochaets — as DOFLEIN (1909) does — in a group "Proflagellata" intermediate between the Bacteria and the Protozoa. The Spirochaets do not seem to occupy such a position. It is at least curious that such an important character as the possession of flagella should occur in the Flagellata and the Bacteria, but be absent from the intermediate forms — ex hypothesi, the Spirochaets.

Let us now consider the old and, as I believe, correct view that the Spirochaets belong to the Schizophyta.

EHRENBERG (1832, 1838) who discovered *Spirochaeta*, placed it in his family Vibrionia. This is practically the equivalent of the modern group Bacteria — though EHRENBERG, of course, regarded all these organisms as animals.

DUJARDIN (1841) also regarded *Spirochaeta* as belonging to the Bacteria, but wrongly placed it in the genus *Spirillum*.

COHN (1854), who studied not only *Spirochaeta plicatilis* but also *Arthrospira*, and two species of *Spirulina*, (and, of course, many Bacteria), reached the conclusion that *Spirochaeta* should really be placed in the genus *Spirulina*. In 1872, however, he recognised both EHRENBERG's genera *Spirillum* and *Spirochaeta*. But he wrote: "Die Gattung *Spirochaete* schließt sich untrennbar an die kleineren Spirulinen; die Spirillen sind anscheinend nur kürzere Formen desselben Typus" (p. 187).

RABENHORST (1865), it is interesting to note, placed *Spirochaeta*,

Spirulina, *Spirillum* and all the other Bacteria, in the same family — the Oscillariaceae — among the Cyanophyceae.

In recent times, Novy and Knapp (1906) were among the first to mantain the bacterial nature of the pathogenic Spirochaets — in opposition to Schaudinn. Unfortunately, their evidence was not sufficient to prove their contention, and they were in error when they placed *Treponema* in the genus *Spirillum*. The Spirochaets are certainly not Spirilla, and the American workers though right in general, were wrong in detail: and this has partly prevented their work from carrying conviction.

Swellengrebel (1907) was really the first modern worker to attack the Spirochaet problem from the point of view of comparative cytology. His work led him to regard the Spirochaets (*Cristispira* and *Treponema*) as Bacteria.[1] It was done from the right point of view, I believe, and therefore led him to correct conclusions. Swellengrebel, however, was not quite correct in placing the Spirochaets and Spirilla in the same sub-family — the Spirillaceae. But that is a mere detail. His results were really not conclusive because his work was not sufficiently extensive.

Schellack (1909) by his careful and excellent study of the *Cristispirae* proved that these organisms cannot be placed among the Protozoa. He revived, moreover, the old idea that the Spirochaets should be placed among the Cyanophyceae.

Gross (1910), finally, maintained that *Treponema* and *Cristispira* are probably to be regarded as Bacteria. But he placed *Spirochaeta* with the Cyanophyceae. For *Treponema* and *Cristispira* he proposed to found the new bacterial family Spironemacea. I have not adopted this name, as I think the name *Spironema* should not be substituted for *Treponema*. Gross's ideas are, in my opinion, in the main correct. But he can hardly claim to have *proved* that the Spirochaets are Bacteria, as he has not supplemented his work by a comparative study of the Bacteria themselves and the Cyanophyceae. Without such a study, I do not think it is possible to arrive at any definite conclusions.

On the whole, therefore, the results which I have reached are in accord with those of many other works. But I believe that I have been able to establish what they have merely guessed or made probable.

---

[1]) That *Cristispira* belonged to the Bacteria had already been urged by Laveran and Mesnil (1901).



It only remains now for me to consider one or two objections which have been raised against classifying the Spirochaets among the Bacteria. Most of these objections have been answered incidentally in the course of the present paper. Many of them, also, are founded upon misconceptions.

KEYSSELITZ (1907) has said that to show that the Spirochaets belong to the Bacteria it is necessary to prove (1) that the Spirochaets are not flexible, (2) that they have no undulating membrane, (3) that they do not multiply by longitudinal division. It may be noted that these propositions alone, even if proved, would not entitle us to say that the Spirochaets are Bacteria. Yet it may be pointed out (1) that not only the Spirochaets, but also many Bacteria are flexible; (2) that the Spirochaets do not possess an undulating membrane; and (3), that they do not divide longitudinally.

It has more than once been urged that the pathogenic Spirochaets are transmitted from vertebrate to vertebrate by means of an invertebrate intermediary: and that therefore they must be regarded as essentially of a protozoan nature. This is a mistake. If we consider one of the best established cases of the transmission of a spirochaet — the case of *Treponema duttoni*, transmitted by means of the tick, *Ornithodoros* — we find that LEISHMAN (1910) and HINDLE (1911) are agreed that the method of transmission is as follows. The tick sucks up the spirochaets in the infected blood of one animal. It transmits them to another by discharging them per anum on to the puncture which it makes with its mouth-parts, for sucking. The spirochaets thus traverse the tick and infect new hosts by way of its excreta. Now this is not at all like the behaviour of most protozoa when transmitted by an intermediate host. On the other hand, we find that the plague bacillus is transmitted by fleas in a similar manner.[1]) In its method of transmission, therefore, *T. duttoni* resembles certain of the Bacteria rather than the Protozoa.

It has also been urged that there is a direct hereditary transmission of *T. duttoni* from the tick to its offspring, by way of the germ cells: and that this is characteristic of the Protozoa, and not of the Bacteria. This again is an error. There is at least one established case of the transmission of Bacteria from parent to offspring by way of the germ cells. I refer to *Bacillus cuenoti* (MERCIER 1907). Other similar cases probably occur, but I cite this

[1]) For a summary of work in this connexion, see MARTIN (1911)



as it is one with which I am personally familiar. *B. cuenoti* is usually found in the cells in the fat body of the cockroach (*Stylopyga orientalis*). It gains access to the ovarian eggs, and is thus transmitted directly to the next generation. The organism is undoubtedly a member of the Bacteria. It may also be noted that yeasts are probably transmitted in certain insects in a similar manner. Transmission by way of the germ cells — such as occurs in *T. pallidum* and *T. duttoni* — can therefore hardly be used as a criterion for judging of the systematic position of the Spirochaets.

Of certain other arguments which have been used in support of the hypothesis of the protozoan nature of the Spirochaets, I am unable to speak — owing to my own ignorance. It has been stated that in their clinical aspects, in their agglutination phenomena, and in their behaviour with regard to immunity, the Spirochaets resemble the Protozoa, and not the Bacteria. If this be true, I can only say that it must be a coincidence: for in other ways, the view that the Spirochaets are Bacteria is supported by such overwhelming evidence, that it cannot be refuted on pathological or physiological grounds.

It is however, by no means impossible that further study of the pathogenic Spirochaets in relation to immunity, drug-treatment, etc., will show that their supposed likeness to the Protozoa is, after all, not so great as it now appears. From the point of view afforded by their morphology and life-histories, the Spirochaets are seen to be fundamentally different from all Protozoa.

Conclusions.

From a comparative study of the Spirochaets, Bacteria, and Cyanophyceae, I have reached the following conclusions:

The Spirochaets may be collected into a single group, which may be called the Spirochaetoidea.

The Spirochaetoidea are non-cellular organisms (Protista). They undoubtedly belong to the Schizophyta (Bacteria + Cyanophyceae), and not to the Protozoa. Among the Schizophyta, they must be placed in the subdivision Bacteria: and among the Bacteria, they probably constitute a group of the same systematic status as the Cocci, the Bacilli, or the Spirilla.

The Spirochaets differ from the other Bacteria in only one feature: though actively motile, they possess no specialized organs of locomotion. Every other character which they possess is represented in other forms of Bacteria.

The group Spirochaetoidea comprises four different sets of organisms, which may be classified in the four genera *Spirochaeta, Treponema, Cristispira, Saprospira.*

The Spirochaets resemble in many respects both the Spirilla (Spirilloidea) and the Bacilli (Bacilloidea).

Spirulina belongs to the Cyanophyceae, in which group it occupies an isolated position. It cannot be classified under the Spirochaetoidea: though both the Spirulinoidea and the Spirochaetoidea are members of the same greater group of protists — the Schizophyta. *Arthrospira* belongs to the Cyanophyceae; its proper systematic position being among the Oscillarioideae.

Imperial College of Science & Technology.
London, S. W. November, 1911.

Addendum.

As the foregoing paper was about to go to press, I received Frl. Zuelzer's full account of *Spirochaeta plicatilis* and other organisms, (M. Zuelzer, "Über *Spirochaeta plicatilis* Ehrbg. und deren Verwandtschaftsbeziehungen", Arch. Protistenk., XXIV. Bd., 1911, p. 1). Unfortunately, it is now too late to consider her results in the present paper.

Two points of considerable importance must, however, be mentioned. First, Frl. Zuelzer has shown that *S. plicatilis* possesses — as I imagined would be the case — a chambered structure. Secondly, she asserts that the trichome of *Spirulina* is divided into "cells" by transverse septa — like *Arthrospira. S. versicolor* is one of the forms which she has studied. I must repeat here that this form at least is not septate. It is curious, moreover, that Frl. Zuelzer gives no figures showing the septa. In all her figures of *Spirulinae* no septa are present. Her account of the nucleus in *Spirulina* is also incorrect, and she seems to have confused — in some cases — chromatin granules, metachromatic granules, and cyanophycin granules.

To criticize all her work in detail, and compare it with mine, is not possible at present. I hope to have an opportunity of returning to the subject in the near future.

13 Dec., 1911.

Literature References.

BALFOUR, A. (1908): Spirochaetosis of Sudanese fowls. Third Report of Wellcome Research Lab. Khartoum p. 38.

— (1911): The infective granule in certain protozoal infections, as illustrated by the Spirochaetosis of Sudanese fowls. Brit. med. Journ. April 1st.

BILLET, A. (1890): Contribution a l'étude de la morphologie et du développement des Bactériacées. Bull. sci. France et Belgique T. 21 p. 1. Also as Thèse présentée à la Fac. des Sciences Paris 1890.

BOSANQUET, W. C. (1911): Brief notes on the structure and development of Spirochaeta anodontae KEYSSELITZ. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 56 p. 387.

BÜTSCHLI, O. (1890): Über den Bau der Bakterien und verwandten Organismen. Leipzig.

— (1896): Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig.

CANTACUZÈNE, J. (1910): Sur un Spirochète thermophile des eaux de Dax. C. R. Soc. Biol. T. 67 p. 75.

COHN, F. (1854): Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nov. Act. kaiserl. Leopold.-Carol. Akad. (Breslau u. Bonn) Vol. 24 p. 103.

— (1867): Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen. Arch mikr. Anat. Bd. 3 p. 1.

— (1872): Untersuchungen über Bakterien. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 1 H. 2 p. 127.

— (1875): Untersuchungen über Bakterien, II. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd 1 H. 3 p. 141.

DOBELL, C. C. (1908): Notes on some parasitic Protists. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 52 p. 121.

— (1908a): The structure and life-history of Copromonas subtilis nov. gen. et nov. spec.: a contribution to our knowledge of the Flagellata. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 52 p. 75.

— (1909): Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 53 p. 201.

— (1909a): Chromidia and the binuclearity hypotheses: a review and a criticism. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 53 p. 279.

— (1909b): On the so-called "sexual" method of spore formation in the disporic Bacteria. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 53 p. 579.

— (1910): On some parasitic Protozoa from Ceylon. Spolia Zeylanica, Vol. 7 p. 65.

— (1911): Contributions to the Cytology of the Bacteria. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 56 p. 395.

— (1911a): On Cristispira veneris nov. spec., and the affinities and classification of Spirochaets. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 56 p. 507.

— (1911b): The Principles of Protistology. Arch. Protistenk. Bd. 23 p. 269.

— (1911c): Paraspirillum vejdovskii nov. gen. nov. spec., a new bacterial form. Arch. Protistenk. Bd. 24 p. 97.

Doflein, F. (1909): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena (G. Fischer).

— (1911): Probleme der Protistenkunde. II. Die Natur der Spirochäten. Jena

Dujardin, F. (1841): Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. Paris.

Ehrenberg, D. C. G. (1832): Dritter Beitrag zur Erkenntniss großer Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. Phys. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. Berlin p. 145. [Gelesen Juli 1832, gedruckt Mai 1834.]

— (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.

Fantham, H. B. (1908): Spirochaeta (Trypanosoma) balbianii (Certes) and Spirochaeta anodontae (Keysselitz). Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 52 p. 1.

Fauré-Frémiet, E. (1909): Sur un cas de symbiose présenté par un infusoire cilié. C. R. Soc. Biol. Vol. 67 p. 113.

Forti, A. (1907): Sylloge Myxophycearum, in: De Toni Syll. Alg. Omn. Vol. 5 (Patavii).

Gaidukov, N. (1902): Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Abhandl. kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin. Abh. 5.

Gardner, N. L. (1906): Cytological studies in Cyanophyceae. Univ. California Publ. (Bot.) Vol. 2 No. 12 p. 237.

Gerber, P. (1910): Über Spirochäten in den oberen Luft- und Verdauungswegen. C.-B. Bakt. I. Abt. (Orig.) Bd. 56 p. 508.

Gomont, M. (1890): Essai de Classification des Nostocacées Homocystées. Journ. de Bot. T. 4 p. 349.

— (1892): Monographie des Oscillariées (Nostocacées Homocystées). Ann. Sci. Nat. (Bot.) Sér. 7 T. 15 p. 263 and T. 16 p. 91.

Gonder, R. (1909): Die Stellung der Spirochäten unter den Protisten. C. B. Bakt. I. Abt. (Orig.) Bd. 49 p. 190.

Grassi, J. B. and Sandias, A. (1893—1894): The Constitution and Development of the Society of Termites, etc. Translation, in Quart. Journ. micr. Sci. Vols. 39, 40.

Gross, J. (1910): Cristispira nov. gen. Ein Beitrag zur Spirochätenfrage. Mitteil. zool. Stat. Neapel Bd. 20 p. 41.

— (1911): Über freilebende Spironemaceen. Mitteil. zool. Stat. Neapel Bd. 20 p. 188.

Guilliermond, A. (1907): Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Rev. gén. Bot. T. 18 p. 392.

— (1910): A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. Arch. Protistenk. Bd. 19 p. 289.

Hegler, R. (1901): Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 36 p. 229.

Hindle, E. (1911): The transmission of Spirochaeta duttoni. Parasitology Vol. 4 p. 133.

Hoffmann, E. and Prowazek, S. (1906): Über die Balanitis- und Mundspirochäten. C.-B. Bakt. I. Abt. (Orig.) Bd. 41 p. 741.

Hölling, A. (1911): Vergleichende Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen. Arch. Protistenk. Bd. 23 p. 101.

Jaffé, J. (1907): Spirochaeta culicis nov. spec. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 100.

Keysselitz, G. (1906): Beschreibung von Spirochaeta anodontae nov. spec. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 23 H. 2.

— (1907): Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten. Arch. Protistenk. Bd. 10 p. 127.

KIRCHNER, O. (1900): Schizophyceae. in: ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien Teil I Abt. Ia. Leipzig.

KLEBS, G. (1892): Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55 p. 350.

KOCH, R. (1877): Untersuchungen über Bakterien, VI. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 2 H. 3 p. 399.

KOHL, F. G. (1903): Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. Jena.

KRZYSZTALOWICZ, F. and SIEDLECKI, M. (1905): Contribution à l'étude de la structure et du cycle évolutif de Spirochaete pallida Schaud. Bull. internat. Acad. Sci. Cracovie No. 9 p. 713.

— — (1908): Etude expérimentale de la syphilis; morphologie de Spirochaeta pallida. Bull. internat. Acad. Sci. Cracovie p. 173.

KÜTZING, F. T. (1843): Phycologia generalis, oder Anatomie, Physiologie and Systemkunde der Tange. Leipzig.

LAGERHEIM, G. DE (1892): Notiz über phycochromhaltige Spirochäten. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 10 p. 364.

LAVERAN, A. and MESNIL, F. (1901): Sur la nature bacterienne du prétendu Trypanosome des huîtres. C. R. Soc. Biol. T. 53 p. 883.

LEIDY, J. (1877): On Intestinal Parasites of Termes flavipes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia p. 146.

— (1881): The Parasites of the Termites. Journ. Acad. Nat. Sci. Philadelphia Vol. 8 p. 425.

LEISHMAN, W. B. (1910): Observations on the mechanism of infection in tick fever and on the hereditary transmission of Spirochaeta duttoni in the tick. Trans. Soc. Trop. Med. London Vol. 3 No. 3. Also in Lancet Jan. 1 1910.

LEVADITI, C. (1911): Le cil du Treponema pallidum. C. R. Soc. Biol. Vol. 71 p. 156.

MACKINNON, D. L. (1909): Observations on the division of Spirochaetes. Parasitology Vol. 2 p. 267.

MARTIN, C. J. (1911): Discussion on The Spread of Plague. 79th Annual meeting of British Medical Association. Brit. med. Journ. Nov. 11 p. 1249.

MERCIER, L. (1907): Recherches sur les Bactéroïdes des Blattides. Arch. Protistenk. Bd. 9 p. 346.

MIGULA, W. (1897, 1900): System der Bakterien. Jena.

— (1900): Schizophyta. in: ENGLER u. PRANTL's Nat. Pflanzenfam. 1. Teil 1. Abt. a. Leipzig.

MINCHIN, E. A. (1909): The structure of Trypanosoma lewisi in relation to microscopical technique. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 53 p. 755.

MÜHLENS, P. and HARTMANN, M. (1906): Über Bacillus fusiformis und Spirochaeta dentium. Zeitschr. Hyg. Bd. 55 p. 81.

NOVY, F. G. and KNAPP, R. E. (1906): Studies in Spirillum obermeieri and related organisms. Journ. infect. Dis. Vol. 3 p. 291.

PERRIN, W. S. (1906): Researches upon the life-history of Trypanosoma balbianii (Certes). Arch. Protistenk. Bd. 7 p. 131.

PROWAZEK, S. (1906): Technik der Spirochäte-Untersuchung. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 23 p. 1.

— (1910): Parasitische Protozoen aus Japan, gesammelt von Herrn Dr. MINE in Fukuoka. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene Bd. 14 p. 297.

RABENHORST, L. (1865): Flora Europaea Algarum aquae dulcis et submarinae. Sectio II. Leipzig.

REPACI, G. (1911): Isolement en culture d'un Spirochète de la bouche. C. R. Soc. Biol. T. 70 p. 784.

SCHAUDINN, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. (Vorl. Mitteil.) Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 20 p. 387.

— (1905): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida. Deutsch. med. Wochenschr. No. 42 p. 1665.

— (1905a): Correspondence, in: Deutsch. med. Wochenschr. p. 1728.

— (1907): Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida und anderer Spirochäten. (Aus dem Nachlaß SCHAUDINN's herausgeg. von HARTMANN u. PROWAZEK.) Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 26 p. 11.

SCHELLACK, C. (1909): Studien zur Morphologie und Systematik der Spirochaeten aus Muscheln. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte Bd. 30 p. 379.

SWELLENGREBEL, N. H. (1907): Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. Ann. Inst. Pasteur T. 21 p. 448.

— (1908): La volutine chez les Trypanosomes. C. R. Soc. Biol. T. 64 p. 38.

— (1909): Neuere Untersuchungen über die vergleichende Cytologie der Spirillen und Spirochäten. C. B. Bakt. I. Abt. (Orig.) Bd. 49 p. 529.

TILDEN, J. (1910): Minnesota Algae. Minneapolis.

WERNER, H. (1909): Über Befunde von Darmspirochäten beim Menschen. C.-B. Bakt. I. Abt. (Orig.) Bd. 52 p. 241.

WEST, G. S. (1904): A treatise on the British freshwater Algae. Cambridge.

ZETTNOW, E. (1906): Färbung und Teilung bei Spirochäten. Zeitschr. Hyg. Bd. 52 p. 485.

ZUELZER, M. (1910): Über Spirochaeta plicatilis und Spirulina. Zool. Anz. Bd. 35 p. 795.

Description of Plates.

All figures, with the exception of figs. 119—122 and 147—150, were drawn under a Zeiss 2 mm apochromatic oil immersion objective (apert. 1,40) with compensating oculars 6, 8, 12 and 18. Figs. 119—122 and 147—150 were drawn under a Leitz achromatic $^1/_{12}$ in. oil immersion (apert. 1,30). The magnification of all figures — when no other magnification is given — is the same, and is approximately 2000 diameters.

Plate 13.

[All figures — with the exception of fig. 5 — are drawn from living organisms.]

Figs. 1—10. *Spirulina versicolor.* (Sea water).

Fig. 1. Green form (× 1000).

Figs. 2, 3. End of a green organism, seen in optical section at different levels.

Fig. 4. End of a pink form.

Fig. 5. Middle region of a trichome (fixed Bouin, stained borax-carmine).

Fig. 6. Very short individual — pink form.

Fig. 7. Short pink trichome, dividing into four daughter individuals. Note the degenerating parts of the spiral (green) and the numerous bacteria collected at them (× 1000).

Fig. 8. The point in a pink trichome at which division is taking place, with the assistance of amoebae and bacteria (see p. 195).

Fig. 9. A point of division in the middle region of a long pink trichome.

Fig. 10. Very short pink organism formed by the breaking up of a long trichome. The remains of the degenerated parts of the spiral are still attached.

Figs. 11—17. *Spirochaeta minima.* (Freshwater.)

Figs. 11—13. Short *Treponema*-like forms.

Figs. 14—17. Long forms, in various positions.

Fig. 18. *Pseudospira serpens.* (Freshwater.) A long and actively motile individual.

Fig. 19. *Treponema vivax.* (Freshwater.) Six individuals in various positions.

Fig. 20. *Saprospira flexuosa.* (Freshwater.) Individual of medium size.

Figs. 21—26. *Spirochaeta fulgurans.* (Freshwater.) Various forms are shown. Fig. 24 is a short *Treponema*-like individual. Fig. 26 shows the formation of secondary waves in a long organism.

Plate 14.

[All figures are drawn from organisms fixed in various ways in wet films and stained with Heidenhain's iron-haematoxylin. The fixation is indicated in every case.]

Figs. 27—32. *Cristispira anodontae.* (Crystalline style of *Anodonta cygnea.*)

Fig. 27. Long individual, showing chambers, crista, etc. (Bouin's fluid.)

Fig. 28. Long individual entering into stage of incurvation, preparatory to division. (Flemming.)

Fig. 29. Long individual in incurvation stage. The structure of the protoplasm is not shown. (HERMANN.)

Fig. 30. Looped end of an incurved organism, showing the point at which transverse division occurs. (FLEMMING.)

Fig. 31. Middle region of an almost completely divided organism which has opened out after incurvation. (FLEMMING.)

Fig. 32. Very short individual. (SCHAUDINN.)

Figs. 33—37. *Cristispira spiculifera.* (Crystalline style of *Anodonta cygnea*).

Fig. 33. Individual showing chambering, crista, "spicules", etc. (FLEMMING.)

Fig. 34. An individual showing the "nuclear structures" produced by preparation plasmolysis. (SCHAUDINN.)

Fig. 35. Long, extended individual, showing the disposition of the crista. Structure of protoplasm not shown. (FLEMMING.)

Figs. 36, 37. Successive phases in final stages of division, after incurvation. Middle region of transversely dividing long organisms. (Fig. 36, SCHAUDINN; Fig. 37, FLEMMING.)

Figs. 38—44. *Saprospira flexuosa.* (Freshwater.)

Fig. 38. Medium-sized individual. (Acetic alcohol.)

Fig. 39. Similar organism. (FLEMMING.)

Fig. 40. Long individual, in early stage of segmentation into short daughter individuals. (Acetic alcohol.)

Fig. 41. Very long individual, showing all stages in segmentation into short daughter individuals. (Acetic alcohol.)

Figs. 42, 43, 44. Stages in growth of the short daughter forms. (Acetic alcohol.)

Fig. 45. *Pseudospira* sp. (Freshwater.) A small species — an individual showing chambered structure. (SCHAUDINN.)

Figs. 46, 47, 48. *Pseudospira* sp. (Freshwater.) Three individuals of a very slender species. (SCHAUDINN.)

Figs. 49—53. *Spirilla* from hind gut of *Stylopyga orientalis.*

Fig. 49. Form β. Long individual, with chambered protoplasm and axial fibre. (SCHAUDINN.)

Fig. 50. Form β. Short individual. Alveoli partly of chambered form. (SCHAUDINN.)

Fig. 51. Form α. Long individual, with protoplasm mainly of chambered form. (SCHAUDINN.)

Fig. 52. Form α. Shorter individual, with protoplasm consisting of small alveoli, and with axial fibre. (SCHAUDINN.)

Fig. 53. Form γ. Short individual with well marked axial fibre. Structure of protoplasm not shown. (BOUIN.)

Fig. 54. *Pseudospira serpens.* (Freshwater.) Single short individual, showing metachromatic granules, chambers, etc. (Acetic alcohol.)

Plate 15.

[All drawings are from fixed and stained preparations. The technique is indicated in every case.]

Figs. 55—57. *Spirulina versicolor.* (Sea-water.)

Fig. 55. Middle part of a trichome. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Fig. 56. Middle part of a trichome. (Wet film: SCHAUDINN, DELAFIELD's haematoxylin.)

Fig. 57. Middle part of a somewhat extended trichome, at a point where division is about to take place. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Figs. 58—60. *Cristispira parvula.* (Crystalline style of *Venus casta.*)

Figs. 58, 59. Two individuals, showing various artifacts. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 60. Individual showing chambered structure. (Wet film: osmic vapour, absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 61, 62. *Treponema termitis.* (Gut of *Calotermes militaris.*) Two long individuals, both undergoing transverse division, and both showing effects of preparation plasmolysis. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 63—72. *Treponema vivax.* (Freshwater.) Various forms are shown. Fig. 72 shows an individual dividing transversely. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 73—75. *Treponema* sp. (? *vivax*). (Freshwater.) Three individuals slightly different from the preceding. (Wet film: BOUIN, GIEMSA.)

Figs. 76—88. *Treponema stylopygae.* (Hind gut of *Stylopyga orientalis.*) (Dry films: absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 76—79. Normal, long individuals.

Figs. 80—82. Organisms undergoing transverse division.

Figs. 83, 84. Short individuals.

Figs. 85, 86. Rolled-up forms.

Figs. 87, 88. Forms with knobbed ends, produced by drying before fixation.

Figs. 89—91. *Treponema parvum.* (Hind gut of *Stylopyga orientalis.*) Three individuals of different length and form. (Wet film: BOUIN, polychrome methylene blue.)

Figs. 92—94. *Spirochaeta fulgurans.* (Freshwater.)

Fig. 92. Long individual. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 93. Long individual breaking up into many daughter individuals. (Wet film: BOUIN, GIEMSA.)

Fig. 94. Similar form. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 95—98. *Pseudospira serpens.* (Freshwater.)

Figs. 95, 96, 97. Three individuals, from the same preparation. Fig. 97 shows preparation plasmolysis. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 98. Individual showing chambered structure, metachromatic granules, etc. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Figs. 99, 100. *Cristispira anodontae.* (Crystalline style of *Anodonta cygnea.*)

Fig. 99. Organism showing "nuclear" structures produced by preparation plasmolysis. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 100. Organism with metachromatic granules — coloured red. (Dry film: absolute alcohol, methylene blue.)

Figs. 101—103. Large *Spirilla*, from freshwater.

Fig. 101. Individual which has been plasmolysed. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 102. Individual showing chambering. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 103. Individual showing chambered structure and metachromatic granules. The organism is dividing. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Figs. 104—106. *Treponema dentium.* (Human mouth.) Three organisms, much deformed. (Dry film: absolute alcohol, LÖFFLER's flagellar stain.)

Figs. 107—111. *Treponema buccale.* (Human mouth.)

Figs. 107—109. Three individuals of different size. (Dry film: absolute alcohol, LÖFFLER's flagellar stain.)

Figs. 110, 111. Organisms plasmolysed in 10% NaCl. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 112—114. *Treponema minei.* (Gut of *Calotermes militaris.*)

Figs. 112, 113. Individuals showing preparation plasmolysis. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 114. Organism dividing transversely. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA)

Figs. 115—118. *Saprospira flexuosa.* (Freshwater.)

Fig. 115. End of an individual. (Acetic alcohol, LÖFFLER's flagellar stain..

Fig. 116. Short individual, showing preparation plasmolysis. (Dry film: absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 117. Long, deeply stained individual. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Fig. 118. Long, lightly stained individual. (Wet film: acetic alcohol) methylene blue.)

Plate 16.

[All drawings are of fixed organisms from wet film preparations, stained — unless otherwise stated — with HEIDENHAIN's iron-haematoxylin. The method of fixation is indicated in every case.]

Figs. 119—122. *Treponema termitis.* (Gut of *Calotermes militaris.*)

Figs. 119, 120. Long, deeply stained organisms undergoing transverse division. (Picro-acetic.)

Figs. 121, 122. Long and short individuals, showing chambered structure. (Picro-acetic.)

Figs. 123, 124. *Cristispira anodontae.* (Crystalline style of *Anodonta cygnea.*)

Fig. 123. Individual treated with methylene blue in 40% formaline.

Fig. 124. Individual treated with methylene blue in 5% NaCl. Plasmolysis.

Fig. 125. *Arthrospira jenneri.* (Freshwater.) Part of middle region of a long trichome. (1% osmic acid.)

Fig. 126. *Oscillatoria* sp. (Freshwater.) Middle region of a trichome. Nuclei ("central body") dark grey: metachromatic granules (in nuclei) black: cyanophycin granules (along transverse septa) colourless. (FLEMMING.)

Fig. 127. *Spirulina versicolor.* (Sea-water.) End of a trichome undergoing division. Shows degenerating parts of spiral, bacteria, etc. (FLEMMING.)

Figs. 128, 129. *Spirochaeta fulgurans.* (Freshwater.) Long and short individuals. (FLEMMING.)

Figs. 130—132. *Treponema vivax.* (Freshwater.) Three individuals of different form. (FLEMMING.)

Figs. 133—135. *Spirochaeta minima.* (Freshwater.)

Figs. 133, 134. Long individuals. (FLEMMING.)

Fig. 135. Long individual dividing into a number of short daughter-individuals. (FLEMMING.)

Figs. 136, 137. Filamentar Bacterium from freshwater.

Fig. 136. Long individual, with chambered structure. (FLEMMING.)

Fig. 137. Long individual dividing into a number of short Bacillus forms. (FLEMMING.)



Fig. 138. *Saprospira flexuosa.* (Freshwater.) An individual which has been treated with 10% NaCl. It is motionless, and has been plasmolysed, with formation of characteristic vesicles. (Unstained.)

Figs. 139—141. *Treponema minutum.* (Large intestine of *Bufo vulgaris.*) Short and two long individuals. (SCHAUDINN.)

Fig. 142. Large *Spirillum* from hind gut of *Stylopyga orientalis.* Form α. An organism treated with 10% NaCl. Plasmolysed; but still motile. (Unstained.)

Figs. 143, 144. *Pseudospira serpens.* (Freshwater.)

Fig. 143. Short individual, showing chambered structure. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Fig. 144. Long individual almost completely divided into two daughter individuals. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Figs. 145, 146. Small *Spirilla* from freshwater.

Fig. 145. Individual undergoing transverse division. (SCHAUDINN.)

Fig. 146. Long undivided individual. (SCHAUDINN.)

Figs. 147—150. *Treponema minei.* (Gut of *Calotermes militaris.*)

Fig. 147. Short individual. (Picro-acetic.)

Fig. 148. Long individual. (Picro-acetic.)

Figs. 149, 150. Dividing individuals. (Picro-acetic.)

Figs. 151—157. Large *Spirillum* from freshwater.

Fig. 151. Individual showing chambered structure (× 3000). (SCHAUDINN.)

Fig. 152. Deeply stained individual, showing terminal flagella, etc. (SCHAUDINN.)

Fig. 153. Individual which has been strongly differentiated in the alum solution. Chamber walls very clearly seen. (SCHAUDINN.)

Fig. 154. Short individual. (SCHAUDINN.)

Fig. 155. Individual which is almost completely divided into two. (SCHAUDINN.)

Fig. 156. Long organism, formed of a chain of four incompletely separated individuals. Chambering very distinct. (SCHAUDINN.)

Fig. 157. Individual filled with metachromatic granules. (SCHAUDINN.)

Figs. 158, 159. *Treponema buccale.* (Human mouth.)

Fig. 158. Long, normal individual. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Fig. 159. Final stage in transverse division. (Wet film: BOUIN, methylene blue.)

Plate 17.

All drawings are made from fixed and stained preparations. The technique is indicated in every case.]

Figs. 160—168. *Treponema dentium.* (Human mouth.)

Figs. 160—164. Individuals of different length — long, short, and very short (Fig. 162). Showing the normal form of the spiral in this species. (1% osmic (drop method), absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 165—168. (Dry films: absolute alcohol, HEIDENHAIN.)

Figs. 165, 166. Stages in transverse division.

Fig. 167. Short individual.

Fig. 168. Long individual.

Figs. 169—183. *Treponema buccale.* (Human mouth.)

Figs. 169—172. Individuals of different length and form. (1% osmic (drop method), absolute alcohol, GIEMSA.)

Fig. 173. Individual dividing transversely. (1% osmic (drop method), absolute alcohol, GIEMSA.)

Figs. 174, 175. Successive stages in transverse division. (Wet film: SCHAUDINN, HEIDENHAIN.)

Figs. 176, 177. Stages in transverse division. (Dry film: absolute alcohol, HEIDENHAIN.)

Figs. 178, 179. Long and short individuals. (Dry film: absolute alcohol, HEIDENHAIN.)

Figs. 180—183. Forms which resemble stages in longitudinal division. Figs. 180 and 183 each consist really of two different organisms in contact. Figs. 181 and 182 are single organisms doubled on themselves. (Dry films: absolute alcohol, HEIDENHAIN.)

Fig. 184. Group of four forms of *Treponema* from the human mouth: *a*, very slender form (probably *T. dentium*, lightly stained); *b*, *T. dentium* (more deeply stained); *c*, *T. intermedium*; *d*, *T. buccale*. (Wet film: SCHAUDINN, HEIDENHAIN.)

Fig. 185. *Saprospira flexuosa*. (Freshwater.) Individual showing chambered structure. (Wet film: acetic alcohol, safranin.)

Fig. 186. *Spirulina versicolor*. (Sea-water.) Part of a trichome, showing nucleus, metachromatic granules, etc. (Wet film: BOUIN, HEIDENHAIN and eosin.)

(Von einer Reise nach Samoa und Niederländisch-Indien von A. Leber und S. v. Prowazek.)

Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Entamöben.
VI.

Von
S. v. Prowazek,
Hamburg, Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten.

(Hierzu Tafel 18 und 8 Textfiguren.)

Trotz einer großen Reihe von eingehenden Arbeiten über Darmparasiten aus dem Protistenreich sind unsere jetzigen Kenntnisse noch lückenhaft und sehr weit von einem gewissen Abschluß entfernt. Falls wir die Darmflagellaten und Amöben in Betracht ziehen, sind zunächst technische Schwierigkeiten und die Art der Materialbeschaffung daran schuld. Nicht zuletzt darf aber eine Art von schematischer Betrachtungsart beschuldigt werden, die immer mehr in die Protistenkunde eindringt und die in erster Linie aus dem rapiden Anwachsen des Tatsachenmaterials in der Fülle von Fragestellungen zu erklären ist — will man doch in kürzester Zeit jenes sichten, um an die letzteren Probleme herantreten zu dürfen. Es soll diese Bemerkung keineswegs etwa als ein Vorwurf gegen fremde Arbeiten ausgelegt werden, da ich mir vollkommen bewußt bin, wie sehr manche eigene Arbeit von jenem Schematismus durchsetzt ist und wie schwer es wird, bei Arbeiten, die sich zunächst auf einer vorwiegend morphologischen Grundlage aufbauen und nicht zuletzt auf eine Deutung von Stadien in Präparaten hinauslaufen, sich von jener Betrachtungsweise zu be-

freien. Im Grunde genommen gelingt uns diese Befreiung nie und wir stellen immer wieder nur neue Schemen und Abbreviaturen der Tatsachenmannigfaltigkeit von kürzerer oder längerer Lebensdauer auf. — Auf einer Südseereise nach Samoa sowie durch den Bismarck-Marshallarchipel, Karolinen und Mariannen bot sich mir wiederholt die Gelegenheit dar, mich mit Darmprotozoen zu beschäftigen und es soll hier über das beobachtete Material teilweise, soweit ich in die Materie eindringen konnte, ohne weitgehende Aufstellungen von Entwicklungskreisen berichtet werden.

Die Beschaffung des Materials war nicht immer leicht, da die Eingeborenen im allgemeinen, im Gegensatz zu dem Europäer, zu ihren Abbauprodukten eine gewisse Distanz bewahren — der durch europäischen Einfluß nicht zu sehr verdorbene alte Samoaner (Sawaii) verrichtet zum Teil nach alter Fa'a Samoasitte seine Bedürfnisse zur Nachtzeit am Strand und hält es für schimpflich und unanständig am Tage derartigen Dingen nachzugehen. Bei dem Karoliner bedarf es erst einer Überredung, damit er einmal das Material bringt, hiermit ist aber auch alles geschehen. Der Melanesier tut aber auch dieses möglichst nicht, da man doch nur einen bösen Zauber treiben will und er zuletzt die Folgen tragen muß. Nur von den Chamorro's auf den Mariannen bin ich bis zum Überfluß mit Material versehen worden. — Von Amöben fand ich zumeist *Entamoeba coli* in Sawaii, einige Male in Upolu und Saipan, ferner *Entamoeba williamsi*,[1]) in Saipan außerdem nur vegetative Stadien (nie Cysten) einer Amöba, die ich als *Entamoeba histolytica* bezeichnen würde. Ferner ist einmal eine neue Entamöba in Saipiipi in der Fa'asaleléaga (Sawaii) und ein anderes Mal eine neue Entamöba in Saipan vergesellschaftet mit viel *Ent. coli* und *Ent. williamsi* beobachtet worden, über beide Formen soll hier berichtet werden.

Spärliche Fälle von Amöbendysenterie sah ich in Upolu mehr jedoch in Saipan, wo sie aber einen milden und gutartigen Verlauf nahmen. Auffallenderweise sind nie Cysten gefunden worden und die freien Formen besaßen den Typus der *Ent. histolytica*. Trotz vieler Bedenken möchte ich aus diesem Grunde noch an der Existenz der *Histolytica* festhalten — es gibt eben typische Amöbendysenterien ohne Tetragenacysten! Trichomonaden habe ich überall gefunden, daneben in Sawaii und Saipan eine *Trichomonas* mit kurzer, un-

[1]) Diese Form betrachte ich als eine Varietät der *Ent. coli*. In der Cystenvacuole konnte mit Bestimmtheit ein mit E.-H. braun färbbarer Einschluß nachgewiesen werden (vgl. gegenteilige Angabe von Hartmann). In den zweikernigen Cysten ist das Chromatin oft in Form eines Chromatinfadens angeordnet.



dulierender Randlippe, die meines Wissens zuerst RODENWALDT (später publiziert im Handbuch d. pathog. Protozoen p. 81 Fig. 2) gesehen und WENYON als *Macrostoma* beschrieben hatte (C. M. WENYON, Macrostoma mesnili Parasitology Vol. III 1910). In meinem Aufsatz Arch. f. Protistenkunde 23. Bd. 1911 p. 98 Fig. 8 und p. 99 sind mir diese beiden Angaben [1]) entgangen und sie seien hier richtiggestellt. *Fanapepea intestinalis* (nov. sp.) ist nach erneuerten Untersuchungen der Macrostoma ähnlich, nur besitzt sie im allgemeinen zwei Geißeln, einen langen Caudalfortsatz und ein etwas anders gebautes Cytostoma.

In YAP wurde einmal *Lamblia* (verbannte Ponapefrau) beobachtet.

Es scheint mir zunächst zweckmäßig zu sein, zwei große Typen von Entamöben aufzustellen und zwar den Colitypus: nicht pathogene Amöben mit 8- und mehrkernigen Cysten und den Histolytica-tetragenatypus: pathogene Amöben; Cysten zum Teil unbekannt, zum Teil vierkernig mit massigem Chromidium. Dazu würde sich noch ein dritter Typus gesellen mit der *Entamoeba bütschlii* nov. spec., von dem ich aber zunächst absehen will, da bis jetzt nur eine Form bekannt ist.

1. *Entamoeba hartmanni* nov. spec.

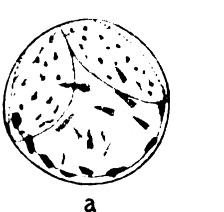
Diese Form wurde bei einer Frau (Mischblut) in Sawaii neben spärlichen Coliformen beobachtet. Es dürfte diese Amöba die kleinste Entamöba sein, die bis jetzt bekannt ist — ihre Größe schwankt zwischen 4—12; 13 μ. Im allgemeinen ist sie sehr träge beweglich und bewahrt die Gestalt der *Amoeba guttula*. Das Plasma ist der *Entamoeba coli* ähnlich. Der Kern (2—3,3 μ groß) ist deutlich bläschenförmig, besitzt ein Caryosom, dem zuweilen ein „centriolen“-artiges Gebilde „ansitzt“, eine Kernsaftzone und eine scharf konturierte Kernmembran mit wandständigem Chromatin (Fig. 1—3). Die Teilung derselben scheint sehr rasch vor sich zu gehen — wenigstens findet man nur bereits gedoppelte Caryosome und die durchgeschnürte Kernmembran. In meinen Präparaten habe ich zumeist vierkernige, sehr dünnwandige Cysten (Fig. 5—9) gefunden Für die Amöba ist stets ein dünnes, bakterienähnliches „Chromidium“,[2]) das auch in Zwei- bis Mehrzahl vorkommt, besonders charakteristisch; daneben tritt in manchen Cysten auch ein brauner

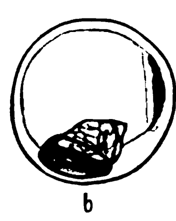
[1]) Das Manuskript von Dr. RODENWALDT wurde erst nach meiner Abreise von Hamburg Mai 1910 an das Institut in H. abgeliefert.

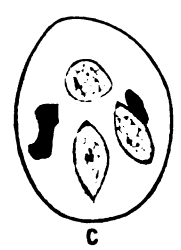
[2]) Diese Bezeichnung ist provisorisch; auf die Kritik des Chromidialbegriffes gedenke ich später einzugehen.

Reservestoffkörper, der zumeist in EH-Präparaten eine Spiegelfärbung annimmt, auf (Fig. 6, 7, 9—10). Von anderen Differenzierungen in der Cyste soll hier nächst eines kleinen, vom Kerncaryosom sich „abschnürenden“ Körperchens noch kleinerer vereinzelter „Granula“ (Fig. 3, 4, 5, 8, 9), sowie einer sichelförmigen seitlichen Kontur gedacht werden, die auch Elmassian bei der *Entamoeba minuta* abbildet (Centralblatt f. Bakteriologie I. Abt. 52. Bd. Originale 1909, Taf. 1 Fig. 35).

Auffallend ist, daß in den Cysten mit 4 Kernen nicht immer die Kerne gleich groß sind (Fig. 7 und 8); die größeren Kerne waren 2,14—3 μ groß, die Dimensionen der kleinen schwankten um 1,6—1,7 μ. Elmassian sah ähnliche Kerne bei der *Ent. minuta* und deutete sie als Reduktionskerne der Autogamiecyste — manches Mal lagen diese Kerne auch der Membran dicht an. Es muß aber hervorgehoben werden, daß auch Cysten mit nur derartig kleinen Kernen vorkommen und dann wären vermutlich die kleinen Kerne in der „Autogamiecyste“ als ♂ Kerne zu deuten, während aus der in Fig. 9 abgebildeten Cyste Microgameten hervorgehen würden.[1]) In den Präparaten sind nämlich weiter auch zweikernige Stadien mit nicht ganz gleichen Kernen in dichter Aneinanderlagerung (Fig. 11) gesehen worden. Dieselben Stadien sind mir jetzt auch von der *Ent. coli* (Fig. 12), *Ent. williamsi* (Archiv f. Protistenkunde 22. Bd. 1911, Taf. 17 Fig. 22 und 23) und *Ent. polecki* bekannt geworden (Copula?). Die 8kernigen typischen Stadien sind sehr selten (Fig. 10). Durch dieses Merkmal beweist die Sawaii-Amöbe ihre Zugehörigkeit zu der *Ent. coli*-Gruppe, durch ihre durchgehende Kleinheit (a), ihren Kernaufbau (b) und ihre sehr charakteristischen dünnen „Chromidien“ (c) unterscheidet sie sich von der gewöhnlichen Colivarietät.


a


b

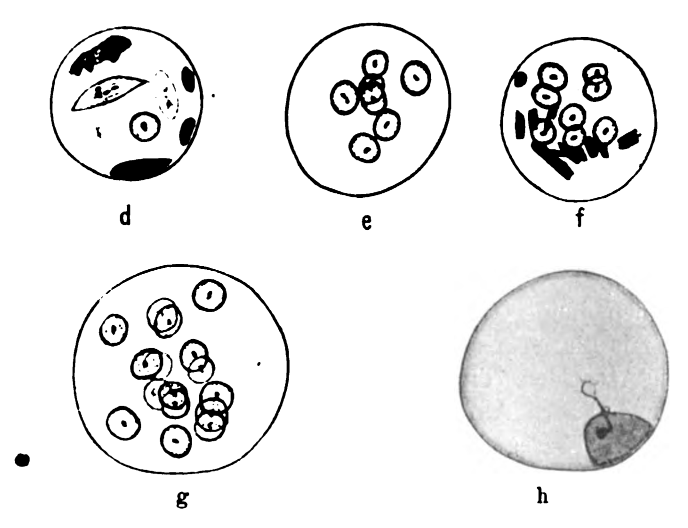

c

Des Vergleiches wegen sei hier auf die nicht schematischen Textfiguren der pazifischen typischen Coliamöba mit ihren 8 Kernen

---

[1]) Vgl. Prowazek, Beitrag zur Entamöbafrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911 p. 347 u. 349.

hingewiesen. Textfig. a stellt eine Cyste mit den beiden spindelförmigen, aneinandergelagerten sogenannten „Autogamiekernen“ dar; bei b sind zwei Kerne ineinander versenkt, ein Verhalten, das in der ebenen Projektion nicht gut zum Ausdruck kommt; c bildet eine 3kernige, d eine 4kernige, e eine 7kernige, f eine 8kernige Cyste ab. Die Chromidien sind derb, aber nicht so plump wie bei



Ent. tetragena; bei *Ent. williamsi* sehen sie oft wie CHARCOT-LEYDEN'sche Kristalle aus. Textfig. g stellt eine 16kernige *Ent. williamsi*-Cyste aus Saipan dar. In Fig. h sieht man, wie aus dem einen Kerncaryosom direkt ins Protoplasma Plastin übertritt und sofort cavuliert (EH.-Präparat gez. homog. immers. $^{1}/_{12}$ Ocular 8).

2. *Entamoeba bütschlii* (nov. sp.). [1]

Diese 10—24 μ große *Entamoeba* wurde nur einmal bei einem Karolinerkind in Saipan, das an Ankylostomiasis und Askaridiosis litt, neben *Trichocephalus*, *Ent. coli* und Trichomonaden gefunden. Das Plasma ist zumeist grob alveolar gebaut und nimmt GRENACHER's Hämatoxylin viel gieriger auf als das Plasma der übrigen Parasiten. Der bläschenförmige Kern besitzt ein rundes Caryosom mit einem zentralen Centriol (Fig. 13, 16) sowie eine Kernsaftzone, in der sich das Außenchromatin über ein Wabenwerk verteilt. Eine Kern-

[1]) Die Bezeichnung *Entamoeba* ist provisorisch, da wir den Entwicklungscyklus nicht kennen.

membran ist vorhanden. Der Kern unterliegt zuweilen „cyklischen" Prozessen, wobei im vergrößerten Caryosom noch eine alveolare Struktur zum Vorschein kommt (Fig 17). Bei der Teilung lockert sich das Caryosom auf und teilt sich nach Art einer „promitotischen" Spindel, an der fast das ganze Chromatin der Kernsaftzone teilnimmt. Bei der Kleinheit des Objekts sind die Bilder schwer zu deuten, die diesbezüglichen Stadien stellt Fig. 18 und 19 dar. Nach der Teilung lagert das Außenchromatin in Halbmondform dem geteilten Caryosom an (Fig. 14, 15, 20). Neben der einfachen Teilung ist auch eine schizogonische Mehrfachteilung (Fig 15) beobachtet worden. Die Cysten sind rund und mit einer deutlichen Membran ausgestattet; sie weichen vollkommen von den Colicysten ab (Fig. 21).

3. *Entamoeba pitheci* (nov. spec.).

Bei einem jungen Orang-Utan (*Pithecus satyrus* L.), der zeitweise an Colitis mit blutigem, viele Polynucleäre enthaltendem Schleim litt und neben Ascariden, Trichomonaden und *Macrostoma* beherbergte, wurde zur Zeit der Anfälle, stellenweise im Schleimpropf gehäuft, diese neue Amöba gefunden. Anfangs war ich geneigt sie für pathogen zu halten, da zunächst keine Cysten gefunden wurden, und an der Zelleibperipherie einige Male eigenartige, dunkelfärbbare Abschnürungen auftraten, die an die Genese der Dauercysten der *Entamoeba histolytica*, die zuerst Schaudinn beschrieben hatte, erinnerten.

Ihre Größe ist außerordentlich variabel ebenso wie die Größe des Kernes — der Zelleib ist 10—26 μ groß, der Kern variiert zwischen 4—6 (7) μ.

Das Entoplasma ist alveolar gebaut, nur entsprechen die einzelnen Alveolen mehr selbständigen Cavula, da sie aneinander vorbeigleiten können und von den häufig im strukturlosen Paraplasma herumirrenden Vibrionen wie Bälle durcheinander gewirbelt werden. Die Alveolen besitzen verschiedene Größe und können auch miteinander verschmelzen; im allgemeinen vereinigen sich nur die gleichen oder annähernd gleichen Bläschen. Beim Kriechen der Amöba, das plötzlich ruckweise stattfindet, werden die Alveolen oft im rückläufigen Strom nach rückwärts verschoben und zerstieben hier, oder falls sie noch klein sind und eine große Oberflächenspannung besitzen, werden sie wiederum nach vorne gedrängt. Der mit einer Kernmembran ausgestattete Kern besitzt im nativen Präparat oft körniges Außenchromatin, das sich einmal eigenartig

zonenförmig verteilte (Fig. 22). Im allgemeinen lagert es körnchenartig der Membran an, kann aber auch zu kleinen Plättchen verschmelzen. Das meist zentrale Caryosom ist oft unregelmäßig gestaltet. Vor der Cystenbildung scheint das Chromatin „durch" die Kernmembran in das Protoplasma in Buckelform überzutreten (Fig. 24). Auch scheint die Cystenmembran, die später ziemlich dick und etwas gelb gefärbt ist, wie bei manchen Flagellaten zuerst streckenweise angelegt zu werden (Fig. 25). Auf diesen Übergangsstadien kann man die Chromidien nur schwer von dem organischen Detritus und den Bakterien unterscheiden (Fig. 25, 26). Fig. 26 stellt die mit EH. schwarz sich färbenden, teilweise kugelig abgesonderten plasmatischen Buckel dar, die zuerst für Sekundärcystenanlagen gehalten worden sind. Vermutlich handelt es sich dabei nur um Abschnürungen des veränderten Ectoplasmas. Später sind auch die coliähnlichen Cysten gefunden worden — nämlich Stadien mit Chromidien und 4 Kernen (Fig. 27), sowie Formen, die die Chromidien bereits ausgestoßen hatten und nun in ihrem sehr fein alveolar gebauten Plasma 7 bezw. 8 Kerne besaßen (Fig. 28). Die ganz reifen Cysten halten das Eisenhämatoxylin sehr innig zurück und färben sich ganz schwarz.

Tg. Morawa, Ende Oktober 1911.

Literaturverzeichnis.

Elmassian: Sur une espèce amibienne chez l'homme Entamoeba minuta nov. spec. Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Bd. 52 (Orig.) 1909.

Hartmann, M.: Untersuchungen über parasitische Amöben. I. Entamoeba histolytica. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 1909.

—: Die Dysenterieamöben. Handbuch der pathogenen Protozoen, J. A. Barth, Leipzig 1911. (Benutzt beim Abschluß der Arbeit.)

Prowazek, S. v.: Beitrag zur Entamöbafrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 H. 3 1911.

Schaudinn: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 19 1903.

Werner, H.: Studien über pathologische Amöben. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft VI 1908.

—: Entamoeba coli. in: Handbuch der pathogenen Protozoen. J. A. Barth, Leipzig 1911.

Whitmore, E.: Parasitäre und freilebende Amöben aus Manila und Saigon und ihre Beziehungen zur Dysenterie. Arch. f. Protistenk. Bd. 23 Heft 1 u. 1911.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit Zeichenapparat Oc. 8 und hom. Imm. $^1/_{12}$ gezeichnet. Fig. 1 mit eingezogenem Tubus.

Fig. 1—11. *Ent. hartmanni.*

Fig. 1 = 11,6 μ.

Fig. 2 = 7,4 μ, Kern 3,3 μ.

Fig. 3 = 7 μ, Kern 3,3 μ.

Fig. 4 = 10 μ.

Fig. 5 = 10,7 μ.

Fig. 6 = 13,2 μ (in der größten Ausdehnung).

Fig. 7 = 8,3 μ, kleinster Kern 1,7 μ.

Fig. 8 entweder je zwei sexuell differenzierte oder reduzierte Kerne; größter Kern = 2,5 μ, kleinster Kern = 1,6 μ.

Fig. 9 kleinkernige Cyste = 8,3 μ.

Fig. 10 achtkernige Cyste = 11,5 μ.

Fig. 11 vermutliche Copulation 6,6 μ, Kerngröße 1,7 μ.

Fig. 12 dasselbe Stadium der *Ent. coli* mit eigenartigen Chromidien, die zart gefärbt sind, ähnlich den Mitochondrien = 14 μ.

Fig. 13—21. *Ent. bütschlii* nov. spec.

Fig. 13 = 13,2 μ, Kern 3,3 μ.

Fig. 14 u. 15 Teilungsstadien. Ein Kern geteilt, während der andere noch in Ruhe ist (!).

Fig. 16 u. 17 sog. cyklische Vorgänge am Kern.

Fig. 18—20. Teilung derselben.

Fig. 21 Cyste der *Ent. bütschlii* 14,8 μ.

Fig. 22—28 *Ent. pitheci* nov. spec.

Fig. 22 während des Lebens gezeichnet.

Fig. 23 = 25 μ.

Fig. 24 = 13,2 μ.

Fig. 26 eigenartige Ectoplasmaelimination.

Fig. 27 vierkernige Cyste 10 μ.

Fig. 28 achtkernige Cyste 11,6 μ—12 μ.

Die Zeichnungen entsprechen nicht ganz den angegebenen Dimensionen, weil die Formen ziemlich dick sind und der Zeichenapparat immer nur auf die Ebene der besten Sichtbarkeit der meisten Kerne eingestellt wurde, daher ist manche Cyste bald größer, bald kleiner gezeichnet, je nachdem die Kerne oben oder unten lagen. Ein Teilstück des Ocularmikrometers betrug 1,65 μ.

(Von einer Reise nach Niederländisch-Indien und der Südsee von A. Leber und S. v. Prowazek.)

Beiträge zur Kenntnis der Protozoen und verwandter Organismen von Sumatra (Deli).

VII.

Von

S. v. Prowazek,

Hamburg, Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten.

(Hierzu Tafel 19—21 und 1 Textfigur.)

Während einer in den Jahren 1910—12 in Gemeinschaft von Herrn Dr. A. Leber (Berlin) ausgeführten Reise nach der Südsee sowie Niederländisch-Indien bot sich mir wiederholt die Gelegenheit dar, verschiedenartiges Protozoenmaterial zu sammeln, worüber hier zum Teil Bericht erstattet werden soll. Da wir mit anderen Aufgaben betraut waren, konnte ich nicht meine ganze Zeit diesen Studien widmen — dieser Umstand, sowie die wechselvollen Zufälligkeiten einer Reise mögen die Lückenhaftigkeit der vorliegenden Beobachtungen entschuldigen. Zurückgekehrt unterzog ich außerdem wegen verschiedener Angriffe sowie eigener Bedenken die Ergebnisse von einigen älteren Arbeiten einer teilweisen Revision und möchte auch hierüber unter Vermeidung von polemischen Auseinandersetzungen berichten.

I. Flagellaten.

1. Zur Herpetomonasfrage.

Als auf Grund von neueren Untersuchungen die Kalaazarfrage wiederum mehr in den Vordergrund der Interesse rückte, wurde man gleichzeitig aus systematischen als auch biologischen Gründen auf die Herpetomonaden der Insekten aufmerksam gemacht. Mit der Herpetomonasform aus dem Darm der Fliegen habe ich mich zu Beginn meiner parasitologischen Studien beschäftigt und darüber im Jahre 1904 eine vorläufige Mitteilung veröffentlicht. Die Methodik der Untersuchung an parasitischen Protozoen war damals noch nicht so ausgebildet wie heutzutage und ich bediente mich hauptsächlich der trockenen Ausstrichmethode, der Fixierung im Alkohol absolutus und der Färbung nach Giemsa, daneben sind allerdings auch Eisenhämatoxylin- und Hämatoxylinpräparate (mit geringem Erfolge) angefertigt worden. Der Untersuchung lagen aber hauptsächlich trockene Giemsa-Präparate zugrunde. Da diese Methode, die ich allerdings nicht so absolut verwerfen möchte, wie es einige Autoren jetzt tun, für feinere morphologische Details wenig schonend zu sein scheint, möchte ich jetzt auf die früheren Angaben bezüglich der Chromosomen sowie der Chromosomenzahl kein großes Gewicht legen. —

In den damals hergestellten und zum Teil jetzt noch vorhandenen Präparaten fand ich gegenüber Patton und seinen Anhängern stets zwei Geißelfäden (Fig. 1), die nach vorne gerichtet waren, infolge ihrer Verklebung die Impression eines Geißelbandes hervorriefen und sich bei der Teilung „verdoppelten“, so daß auf den entsprechenden Zwischenstadien neben den zwei gleichlangen alten Fibrillen zwei kleinere, kürzere, noch wachsende Fäden ausgebildet waren. Außerdem sind die beiden Fäden durch eine Art von Membran verbunden, die bei sonst sich teilenden eingeißeligen Flagellaten niemals vorkommt. Bei der Teilung kommen also im Gegensatz zu den *Leptomonas*-Crithidien 4 ungleich lange Fibrillen des freien Geißelapparates vor. Meine Beobachtung stimmt mit den Angaben von Lingard, Jennings, Roubaud, Rosenbusch und Flu größtenteils überein und ich halte noch jetzt an der damals gegebenen Schilderung fest, ohne zu leugnen, daß auch im Darm der Insekten daneben Leptomonaden und Crithidien vorkommen, ja die eine oder andere Form ontogenetisch in dem

Entwicklungskreis des anderen Protozoons auftritt.[1]) Von der Seite betrachtet können die zwei Geißelfibrillen auch als eine Linie, die durch Druck usw. getrennt werden kann, imponieren. Außerdem kommt neben zwei Basalkörperchen nur ein großer, zuweilen phiolenartig aufgetriebener Blepharoplast vor. Durch die Länge des Körpers kann man den anscheinend aus zwei Fäden bestehenden Achsenfaden (Axostyl Chatton's und Leger's) verfolgen.

Wie aus Fig. 3 hervorgeht, hängt der Achsenfaden mit den Basalkörpern der Geißelfibrillen zusammen. — Dem Blepharoplast kommt auch nach den neueren Untersuchungen Kernnatur zu (Centriol, peripheres Chromatin). — Außer den erwachsenen, zweigeißeligen Formen treten noch gedrungene Formen auf, die ihren lokomotorischen Apparat reduzieren, wobei der Blepharoplast am Kern vorbei in die Tiefe sinkt und dann wahrscheinlich der Autocopulation analogen Vorgängen unterliegt. Vielfach konnte er nicht dargestellt werden. Nach dem Verschwinden des lokomotorischen Apparates ist fast in allen Fällen im Vorderende eine ovale, helle Stelle sichtbar (Fig. 6, 9), die dem Cytopharynx Strickland's vermutlich entspricht.

Copulation ist von mir früher nur einige Male beobachtet und ich kann zu dem damals gesagten nichts neues hinzufügen. Bei den meisten Flagellaten scheint die Copulation selten einzutreten und wird durch autogame und andere autoregulative Prozesse ersetzt — Jennings hat auch bei Ciliaten Rassen konstatiert, die sich durch eine sehr herabgesetzte Sexualität auszeichneten. Was die anderen eigenartigen, von mir beschriebenen Stadien, die durch die neueren Untersuchungen von Flu, Dunkerly, Chatton u. A. zweifelhaft geworden sind, anbetrifft, so möchte ich hinzufügen, daß auch mir bereits damals die Möglichkeit einer Mischinfektion nicht ausgeschlossen zu sein schien, zumal ich dieselben Formen nur einige Male beobachtet habe, daß ich mich aber schließlich durch das Vorhandensein eines Blepharoplasts leiten ließ (Fig. 4—8). Außerdem möchte ich hervorheben, daß die untersuchten Zellen oft mehr als 8 Kerne besaßen. Den fraglichen Gebilden möchte ich allerdings jetzt nicht mehr die stark morphologisch betonte Deutung geben wie damals. —

Bezüglich der germinativen Infektion will ich nochmals darauf hinweisen, daß ich in der ersten Arbeit ihre Seltenheit angedeutet

[1]) Zunächst bin ich noch der Ansicht, daß man die spezifischen Formen voneinander nomenklatorisch trennen muß, selbst wenn die eine oder andere Form im Entwicklungskreis der Trypanosomen, Crithidien usw. vorkommt.



habe. Besonders beobachtet habe ich sie bei der Fleischfliege. Die *Sarcophaga* bringen bereits lebendige Brut zur Welt und im Darmtraktus der Larven sind sowohl während des Lebens als auch im Schnitt Flagellaten nachgewiesen worden. Aus diesem Grunde ist bei dieser Fliege der Nachweis der germinativen Infektion nicht schwer zu erheben; bei diesem Beweis lege ich nicht auf die zweifelhaften Formen Gewicht, sondern auf typische Stadien, die in Fig. 10 abgebildet worden sind.

Literatur.

(Die ältere Literatur ist bei Flu zitiert.)

1) Alexeieff, A.: Sur les Cercomonadines intestines des Calliphora erythrocephala Mg. et de Lucilia sp. C. R. Soc. d. Biol. Tome 71 1911 p. 379 ff.
2) —: Sur la famille Cercomonadina ect. C. R. Soc. d. Biol. Tome 71 1911 p. 506 ff.
3) —: Sur le genre Herpetomonas Kent. C. R. Soc. d. Biol. Tome 71 1911 p. 455 ff.
4) Berliner, E.: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 1911 p. 297 ff.
5) Chatton, E. et Léger, M.: Sur l'axostyle ou axoplaste des Trypanosomides des Insectes. C. R. Soc. d. Biol. Tome 71 1911 p. 575 ff.
6) Chatton, E.: Sur la systématique des Trypanosomes des Insectes. Ibid. p. 578.
7) Dunkerly, J. S.: On some stages in the Life-history of Leptomonas muscae domesticae. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 56 Part 4 June 1911.
8) Flu, P. C.: Über die Flagellaten im Darm von Melophagus ovinus. Arch. f. Protistenkde. Bd. 12 1908 p. 147—153.
9) —: Studien über die im Darm der Stubenfliege Musca domestica vorkommenden protozoären Gebilde. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Orig. Bd. 57 Heft 6. Dort findet sich die weitere mitbenutzte Literatur.
10) Patton, W. S.: Herpetomonas lygaei. Arch. f. Protistenk. Bd. 12 1908.
11) Porter, A.: The Life-cycle of Herpetomonas jaculum L. parasitic in the alimentary tract of Nepa cinerea. Parasitology Vol. 2 1909 p. 367—391.
12) Prowazek, S. v.: Kritische Bemerkungen zum Trypanosomaproblem. Arch. f. Schiffs- u. Tropenkrankh. Bd. 13 1909.
13) Roubaud, E.: Les Trypanosomes pathog. etc. La Maladie du sommeil au Congo Français 1909.
14) Rosenbusch, F.: Über eine neue Encystierung bei Crithidia m. d. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Orig. Bd. 53 Heft 4 1910.
15) Strickland, C.: Description of a Herpetomonas parasitic in. l. alimentary tract. o. t. common greenbottle Fly Lucilia sp. Parasitology 1911 Vol. 4 No. 3 p. 222 ff.
16) Swellengrebel, N. H.: Note on A. morphology o. Herpetomonas a. Crithidia. Parasitology Vol. 4 No. 2 1911 p. 108 ff.
17) Wenyon, C. M.: Oriental sore in Bagdad etc. Parasitology Vol. 4 No. 3 1911 p. 273 ff., Taf. XII—XVI, 36 Textfig.

2. Darmflagellaten.

Während der Reise kamen wiederholt parasitische Flagellaten aus dem Darmtraktus des Menschen (Europäer, Samoaner, Karoliner,

Chamorro, Chinesen und Malayen) sowie der Tiere (*Macacus cynomolgus*, *nemestrinus*, Orang-Utan, Tauben, Schlangen, Eidechsen und Frösche) zur Untersuchung. Hauptsächlich wurden Trichomonaden, dann die von Wenyon beschriebene *Macrostoma* (Mensch, Orang-Utan) und in Samoa die nach erneuten Untersuchungen von ihr durch den Besitz von zwei Geißeln sich unterscheidende *Fanapepea* (Fig. 11) beobachtet. Bei den Trichomonasarten geht der Achsenfaden an dem Kern vorbei und hängt mit dem Blepharoplast zusammen. Von diesem verläuft oft zum Kerncaryosom eine zuweilen aufsplitternde Fibrille. An der Basis der undulierenden Membran waren bei der Taubentrichomonas Reihen von Granulationen sichtbar, die am Hinterende dicht an die Oberfläche heranrückten. Die Nahrung (Bakterien, Detritus) wird in Nahrungsvacuolen aufgenommen, deren eiuzelne Verdauungsstadien durch Neutralrotfärbungen leicht nachweisbar sind. Wie Dobell angibt verschwindet bei der Teilung der Achsenfaden, und bildet nicht wie bei der *Trichomastix* die eigenartigen T-Figuren, die mich früher bei dieser letzteren Form zu einer anderen Deutung des Vorganges veranlaßt haben. Der Achsenfaden geht aus einer Centrodesmose des Blepharoplasts hervor. Beim Menschen und bei den Affen fand ich neben beweglichen Formen stets die strittigen Trichomonascysten — nie konnte ich aber wie bei *Trichomastix* die Enzystierung direkt verfolgen [1]) (Fig. 12—16). Die Cysten sind von einer unfärbbaren „Schleimhülle" und einer Membran umgeben, die sich bei den Tr. des Orang-Utan im trockenen Giemsa-Ausstrich rot färbt. Autogamie kommt in den Cysten selten vor. Meist vermehren sich die Kerne allein und können zuweilen die beträchtliche Zahl von 44 erlangen. In einem Präparat von diesen Cysten (Mensch-Samoa) sind unabhängig vom Kern sich vermehrende schwarze Körnchen konstatiert worden, die dem Reservestoffkörper anlagen (Fig. 12—14), zuweilen Spindelformen annahmen und bei der Teilung geschlungene Fädchen bildeten (Fig. 14); für diese Gebilde kann ich zunächst keine andere Deutung geben, als daß sie vielleicht selbständig sich vermehrende Blepharoplastkerne darstellen (Fig. 12—13). Die Cysten können sich wie bereits mehrfach

[1]) Dieses gelang mir auch bei *Bodo lacertae*; die eigentümlichen Gebilde, die in den Cysten anscheinend aus dem Kern heraustreten und zu einem Nebenkernähnlichen Gebilde verschmelzen, sind nach neueren Farbenreaktionen den übrigen „Chromidien" nicht gleichzustellen. Zum Teil sind diese Farbenunterschiede bereits früher hervorgehoben worden. Letzthin wurden Trichomonaden der Schweine in Peptonwasser mehrere Tage „gezüchtet", daneben traten auch die fraglichen Cysten auf.



beschrieben wurde, auch teilen; meist zerfallen sie in zwei seltener mehr Individuen (Fig. 16).

Bei einem Orang-Utan, der zeitweise an einer Colitis mit blutigem schleimhaltigen Stuhl, der stellenweise viele Polynukleäre enthielt, litt, sind große Cysten zuweilen tief in den Schleimhautfalten gesehen worden. Im hängenden Tropfen eingeschlossen verschwand nach 24 Stunden die Mehrzahl dieser Cysten. Mit Neutralrotmethylenblau färben sich die Cysten teilweise zuerst gelbrot, später nehmen sie eine bläuliche Tinktion an. — Einzelne Cysten sind jedoch resistenter und nach 24 Stunden bemerkt man in ihnen fetttropfenartige Einschlüsse, die schließlich durch besondere Exportpseudopodien durch die Gallerthülle hindurch nach außen abgestoßen werden. Dabei verkleinern sich die Cysten bedeutend — ein Individuum verringerte derart sein Volumen von 16,5 μ auf 6,6 μ. Gefärbt sind in dieser Art von Dauercysten mehrere Kerne nachgewiesen worden (Fig. 15). Einmal kamen auch die von Alexeieff beschriebenen Sekundärcysten zur Beobachtung (Fig. 16) meine Beobachtungen stimmen im ganzen mit denen von Alexeieff überein, nur daß er die Cysten nicht in den Entwicklungskreis der Trichomonaden stellt; die direkte Beobachtung der Encystierung allein kann diese Frage entscheiden.

Literatur.

1) Alexeieff, A.: Sur les kystes de Trichomonas intestinalis etc. Bull. scient. de la France e. d. l. Belgique 7 Serie Tome 14 1911.

2) —: Sur la nature d. Formations d. „Kystes d. Trichomouas intestinalis". C. R. Soc. d. Biol. Tome 71, 21. Oct. 1911.

3) Prowazek, S. v.: Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtraktus. Arch. f. Protistenk. Bd. 23 1911.

4) Wenyon, C. M.: A new Flagellate (Macrostoma mesnili n. sp.) from the human intestine with some remarks on the supposer Cysts of Trichomonas. Pl. XVI. Parasitology Vol. 3 1910 p. 210.

3. Surra.

Ein mehrmonatlicher Aufenthalt in Deli (Sumatra) bot mir die Gelegenheit dar, das Surratrypanosoma (*Tryp. Evansi* Steel) genauer an Ort und Stelle zu untersuchen. In Sumatra ebenso wie in Java tritt Surra in einzelnen Gebieten sporadisch auf — aus Java liegen Berichte über Surra in Bantam, Batavia, Cheribon, Tegal, Pekalongan, Semarang, Djapara und anderen vor. Als Infektionsquelle werden die indischen Büffel (Karbouwen) angesehen, für die im all-

gemeinen die Krankheit nicht tödlich verläuft. Schüffner untersuchte das Serum dieser Tiere nach der Agglomerationsmethode von Lange zunächst mit negativem Resultat.

Der mir zur Verfügung stehende Stamm besaß eine schwankende, inkonstante Virulenz und tötete Meerschweinchen in einem Zeitraum von 10—22 Tagen. Die Meerschweinchen verfielen vor dem Tode zuweilen in eigenartige Collapszustände, von denen sie sich aber noch erholen konnten. Als pathologisch-anatomischer Befund ist folgendes hervorzuheben: Milzvergrößerung, eigenartige Felderung der Leber, die manchmal zerklüftet war, Petechien in der Magenwand; vor dem Tode Blutungen aus der Vagina; Poikilocytose, Anisocytose; polychromatische Blutkörper. Kulturen im hängenden Tropfen sowie auf Blutagar fielen negativ aus. Eine gewisse Agglomeration wurde durch verschiedene Chemikalien sowie Zusatz von Methylenblauneutralrot, Brillantkresylblau, Spuren von Galle sowie durch starkes Schütteln hervorgerufen.

Beim Tode der Wirtstiere starb gleichzeitig in der Blutbahn eine große Zahl von Trypanosomen ab; vorher war ihr Körper eigenartig zusammengezogen, tordiert und sie hefteten sich nicht selten an Blutkörperchen an, mit denen sie hin und herschleuderten. In abgestorbenen Trypanosomen sieht man das deutliche, im Kern einseitig verlagerte Caryosom. Formen, die in der Lunge degenerieren, zeigen oft sehr deutlich eine bis zum Kern sichtbare fibrilläre Struktur (Fig. 19).

In der Milz kam hauptsächlich eine Macrophagenphagocytose vor, die durch Methylenblau-Neutralrot (Tryp. stark rot) sehr deutlich wird; außerdem treten hier zahlreiche, kalaazarähnliche Involutionsformen auf, die von Degenerationsformen wohl zu unterscheiden sind, da sich ihr Kern noch teilen kann.

Im Dunkelfeld leuchtet besonders das Vorderende der Trypanosomen mit seinen Granulationen auf; beim Absterben werden die Tryp.-Konturen schattenhaft und erscheinen dann in einem bläulichen Farbenton. Beim geringen Zusatz von Neutralrotmethylenblau (5 Proz. + 5 Proz.) nehmen zuerst in der Flagellatenzelle die Granula eine gelbrote Tinktion an, später färben sich einzelne Stellen blaurot, schließlich erscheint das Caryosom violettblau und in dem unbeweglich gewordenen Körper tauchen blaugefärbte Gerüstteile auf. Die breiten Formen erscheinen zuerst blau; daneben findet man noch bewegliche, rötliche schmale Formen. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß eben aus einer Teilung hervorgehende Individuen sich verschieden färben, ein Umstand der bereits

auf aus der Teilung hervorgehende Verschiedenheiten hinweist. Bei Alkalizusatz verschwinden die blauroten Unterschiede und das Plasma zeichnet sich durch einen himmelblauen Farbenton aus — die Methylenblaufärbung tritt stets mehr beim Absterben der Tiere in den Vordergrund (vgl. Beobachtungen von Růžička). —

Die Bewegung der Trypanosomen wird durch Alkalizusatz bedeutend erhöht; dabei kommt es bei manchen Formen vor, daß das Plasma etwas verquellend, in dem Bestreben sich abzurunden, den Randfaden der undulierenden Membran einzieht, so daß anscheinend kurzgeißelige Formen entstehen.

Andeutungen eines Formdimorphismus gelangten gleichfalls zur Beobachtung; dabei waren die kurzen, breiten Formen selten. Die Größe der untersuchten Trypanosomen war etwas kleiner, als sonst in der Literatur angegeben wird, und betrug während des Lebens 19,8—21,5 μ, die Breite der aufgerichteten Tiere 1,65 — die bei Alkalizusatz entstehende Plasmakugel besaß den Durchmesser von 5—6,6 μ. Nach den Ausführungen im Bakteriolog. Centralblatt 1912 Bd. 62 beträgt für lebende Tiere die Morphekonstante $= \frac{Vm}{Vk} = \frac{9{,}9\ (-10{,}75)}{2{,}5\ (-3{,}3)} = 3{,}9\ (3{,}2)$; für fixierte Trypanosomen die stark gestreckt waren $(24\ \mu) = 4{,}8$. Im ganzen variiert sie innerhalb der Grenzen von 3,2—5. In morphologischer Hinsicht ist hervorzuheben, daß außer den bereits erwähnten Fibrillen eine Fadenstruktur den Blepharoplast mit dem Caryosom verbindet, und daß der Randfaden der undulierenden Membran nicht direkt am Blepharoplast inseriert. Außerdem laufen gegen das Hinterende, wo ein kleines, selbständig sich teilendes Granulum (Fig. 17) mit Löffler's Beize nachweisbar ist, zarte Fibrillen. Der Kern birgt im Inneren ein Caryosom, das von einer lichten Zone und dann dem peripheren Chromatinbelag umgeben ist. Das Caryosom teilt sich im Sinne von Rosenbusch-Hartmann auf dem Wege einer undeutlichen Mitose (Promitose), das periphere Chromatin wird wie Breinl [1]) angegeben hatte, in zwei Teile aufgeteilt (Fig. 18).

[1]) Vgl. J. E. Salvin Moore, A. Breinl, E. Hindle: The Life-history of Trypanosoma lewisi. Ann. of Trop. Med. a Parasitology Vol. 2 1908/9 p. 197 ff. Ferner Rosenbusch, Trypanosomenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 1909 p. 263 ff.

II. Hämogregarinen.

Hämogregarinen der Schildkröten, Schlangen und Frösche auf Sumatra sind zuerst von A. J. Salm untersucht worden. Ich selbst habe diese Parasiten im Blute einer Kröte (*Bufo melanostictus* (Schneid.) (Deli) beobachten können.

Im Blute der Kröte kamen nebst zwei zusammengehörigen Trypanosomenformen zwei Hämogregarinenstadien vor, von denen das seltenere Stadium breit, bohnenförmig und nicht selten in den Erythrocyten etwas windschief eingesenkt war (vermutlich Geschlechtsform). Die größere, schmälere Form verlagerte zuweilen den Kern der Erythrocyten seitlich und war deutlich von einer Art Kapsel umgeben, die sich einseitig vom Körper abhob. Sie drangen so tief in das Innere der Erythrocyten ein, daß nur die beiden Enden oberflächlich der inneren Membrankontur des Erythrocyten anlagen, wobei der Kern verlagert wurde (Fig. 21). Bei mangelhafter Färbung kommt dann nur der oberflächliche Teil des Hämogregarinenkörpers zum Vorschein und der Parasit sieht dann schmal sichelförmig aus (Fig. 20). In Ausstrichen aus der Lunge treten auch freie, größere Formen auf.

Außerdem sind „Phagocytosestadien“ (Fig. 22) sowie schmale Formen, die eben das Blutkörperchen verlassen, gesehen worden (Fig. 23).

Bei demselben Wirtstier gelang auch der Nachweis der sog. Todd'schen Körper (Fig. 25); morphologisch und färberisch verhielten sie sich genau so wie es von C. Mathis und M. Leger geschildert worden ist. Neben einem eiweißartigen Kristall, der von Domenflächen begrenzt ist, liegt ein chromatoider Nebenkern, der an die Blutplättchen erinnert; der Kristall samt Nebenkern ist auch frei im Plasma beobachtet worden. In jungen Erythrocyten färbt sich mit 5 proz. Methylenblau + 5 proz. Neutralrot der Nebenkern ebenso wie der Kern violettrot, der Kristall schmutziggrün, auf älteren Stadien nimmt der Kern und Nebenkern eine rote Farbe an (Neutralrot). Mit Pikrinsäure färbt sich der Kristall gelblich, mit Jod dunkelgelb, die Millon'sche Reaktion fiel zweifelhaft aus. Der Nebenkern tingiert sich in Präparaten immer so wie der Hauptkern (Hämatoxylin, Giemsa's Eosinazur). Auf Grund meiner Beobachtungen kam ich zu der Ansicht, daß der fragliche Einschluß ein Strukturbestandteil der sich entwickelnden Erythrocyten ist und teile bezüglich der Natur dieser Gebilde die Auffassung von Mathis und Leger. —

In einem in Deli gefangenen Krokodil (*Crocodilus palustris* Cuv.?) sind nur wenige Hämogregarinen gefunden worden; meistens waren es kleine, der Schizogonie entstammende rundliche Formen, bei denen der Kern oft fast die Hälfte der Zelle kappenförmig einnahm, das Kernchromatin war nicht selten bandförmig angeordnet. Größere Formen legten sich in dem mäßig vergrößerten Erythrocyten schlingenförmig in der Form eines U dicht aneinander (Ältere Schizonten Fig. 26). In der Literatur [1]) sind zwei H. aus Krokodiliern beschrieben worden und zwar *H. hankini* aus *Gavialis gangeticus* von SIMOND sowie *H. crocodilinorum* von BÖRNER, die einen Monat später im *Crocodilus frontatus* und *Alligator mississippiensis* entdeckt wurde und die nach SIMOND der *H. hankini* sehr ähnlich ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich in unserem Falle um dieselbe Form bzw. eine Varietät derselben. —

Der Deli-Varanus (*Varanus bivittatus* DUM. und BIBR.) beherbergt Hämogregarinen mit oft ungleich entwickelten Körperenden, die von einer Kapsel umgeben sind und meistens eine unregelmäßige Sichelgestalt besitzen (Fig. 27). Auch Doppelinfektionen sind gesehen worden. —

Ein reichhaltigeres Hämogregarinenmaterial stand mir aus dem Blute des *Python reticulatus* Gray zur Verfügung. Es handelte sich um *H. pythonis* (BILLET 1895, LAVERAN 1899). Sowohl in mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin als auch nach GIEMSA gefärbten Präparaten sind kleine sowie große Schizonten, einmal eine Schizogonie in der Lunge und Geschlechtsformen gesehen worden. Die jungen ♀ Geschlechtsformen sind bohnenförmig (Fig. 35, 36), besitzen grobkernig zerteiltes Chromatin und ein deutliches Caryosom; bei den Macrogameten ist im Trockenausstrich oft das Chromatin gürtelförmig angeordnet. In stark gefärbten Präparaten kommt die Kapselmembran als intensiv gefärbtes Gebilde, das geplatzt oft zu zwei stäbchenartigen Rollen sich zusammenrollt, zum Vorschein (Fig. 30, 34). Analoge Bilder habe ich bereits früher in Java beobachtet. Manche Individuen sonderten ein eigenartiges Korn chromatischer Substanz ab, das bereits NEUMANN und REICHENOW beschrieben haben, ohne über dessen Natur etwas Bestimmtes auszusagen. In der Lunge habe ich auch freie Formen gesehen (Fig. 32), im Herzblut kamen Phagocytosebilder zur Beobachtung (Fig. 31). Ältere Schizonten bzw. Agamonten führen

[1]) Nachträglich wurde ich mit der Arbeit C. C. DOBELL's, On some parasit. Prot. f. Ceylon Spolia Zeylanica Vol. 7 1910, bekannt.



einen langen chromatinreichen Kern, legen sich dem Kern der Wirtszelle dicht an, wodurch dieser nicht unbedeutend in die Länge gezogen wird (Fig. 28, 29).

Gelegentlich kommen auch Doppelinfektionen vor (Fig. 33). Bezüglich der Copulation kam ich zu keinem endgültigen Urteil, da mein Material sich in dieser Beziehung als lückenhaft erwiesen hatte.

In Nierenausstrichen fand ich Formen, die ich als reife Microgameten (Fig. 37) anzusprechen geneigt wäre; außerdem kam in einem mit Wachs umrandeten und später fixierten Präparat das Bild der Fig. 38 zur Beobachtung, das im Hinblick auf die Ergebnisse der Untersuchungen von Reichenow (*Haemogregarina stepanowi*) und Muriel Roberston (*Haemogregarina nicoriae*) als Copulation zu deuten ist. Auch diesmal kamen im Darminhalt der parasitischen *Porocephalus moniliformis* freie Formen (a) mit und ohne Kapsel (b) Formen, denen der chromatoide Nebenkern anlag, bohnenförmige Formen (c) in dichter Aneinanderlagerung sowie eigenartige Cysten (d) zur Beobachtung. Analoge Gebilde sind auch in Nierenschnitten gesehen worden. Als einen beachtenswerten, derzeit aber nicht weiter deutbaren Befund möchte ich das Vorkommen von eigentümlichen Pseudonavizellenkörpern in der Niere registrieren. Es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, daß die Hämogregarinen der Schlangen auch in der Niere nach Art der Coccidien copulieren und hier ebensolche Cysten bilden wie gelegentlich im *Porocephalus moniliformis* (vgl. Sambon).

In den Schlangenblutkörperchen kristallisiert das Hämoglobin leicht zu Kristallen aus, die sich dem Flüssigkeitshohlraum der Erythrocyten in verschiedener Weise anpassen und uns derart Verschiedenes über die intimen Spannungsverhältnisse innerhalb der Zelle offenbaren (Fig. 39—42). Meist ist der Erythrocytenkern etwas windschief in der Zelle gelagert und dann entstehen zwei Kristallisationszentren, die das Aussehen von Cytocentren, zumal sich die Kristalle durchkreuzen, nachahmen. Gehen die Kristallgarben von der Membran der Erythrocyten aus, so wird die Membran mannigfach gespannt und gewellt und kommt erst jetzt als solche besonders zum Vorschein. Manches Mal liegen die Kristallbüschel wie parasitäre Gebilde im Erythrocyten und drängen den Kern zur Seite. In diesem Falle ist die vergrößerte Zelle ebenso lang wie die Wirtszelle einer Hämogregarine (18,2 μ). Im allgemeinen können die langsam wachsenden Hämogregarinen die Zelle nicht so spannen wie die rasch anschießenden Kristalle; eine

normale fixierte Rotzelle ist ca. 14,9 μ lang, die Ausdehnung eines von Biokristallen befallenen Erythrocyten beträgt 21,5—26,4 μ, während Hämogregarinen dieselbe Zelle nur um 18,2 μ in der Länge spannen.

Literatur.

1) Flu, P. C.: Über Hämogregarinen im Blute surinamischer Schlangen. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 1909.
2) Hartmann u. Jollos: Die Flagellatenordnung „Binucleata". Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910.
3) Koidzumi, M.: On the Development of Haemogregarina sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 1910.
4) Lutz, A.: Über die Drepanidien der Schlangen. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 29 1901.
5) Neumann, R. O.: Studien über protozoische Parasiten im Blute von Meeresfischen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankheiten Bd. 64 1909.
6) Patton, W. S.: The haemogregarines of mammals and reptiles. Parasitology Vol. 1 1908.
7) Prowazek, S. v.: Über Hämogregarinen aus Porocephalus moniliformis. Zool. Anz. Bd. 28 1908.
8) Reichenow, E.: Haemogregarina stepanowi usw. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 1910.
9) Robertson, M.: Studies on Ceylon Haematozoa. The Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 55 Part. 4, Nov. 1910.
10) Sambon, L. W. u. Seligmann: Haemogregarines of snakes. Journ. of Trop. med. and Hyg. Vol. 11 p. 355 u. 374 und Vol. 12 1908—1909 p. 22, 38, 48, 70.
11) Salm, A. J.: Haemogregarinen van slangen, kikvorschen an schildpadden. Geneskundig Tijdschrift voor Nederlandsch-Indië XLVII 1907 p. 536.

III. Beitrag zur Entwicklung des Leucocytozoon.

Über das Leucocytozoon der Hühner[1]) in Deli ist im Centralblatt für Bakteriologie eine Mitteilung mit photographischen Abbildungen veröffentlicht worden — in der Zwischenzeit habe ich dasselbe Thema weiter bearbeitet in der Hoffnung die Beziehungen der Trypanosomen zu den Leucocytozoon bzw. die Genese der sog. Ectosoma vollkommen aufzuklären, diese Hoffnung, hat sich leider nicht ganz erfüllt. Da ich kein frisches Material mehr besitze, soll in Kürze unter Vermeidung von weitgehenden Wiederholungen über

[1]) Meine Ausführungen beziehen sich nur auf das Huhnleucocytozoon; das Ectosoma des Eulenleucocytozoons verhält sich anders und es scheint sich um zwei verschiedene Formen zu handeln (vgl. das zweikernige und das einkernige *Halteridium* der Eulenvögel).

den Entwicklungskreis des *Leucocytozoon* im Huhnorganismus berichtet und das Gesagte durch weitere Zeichnungen belegt werden.

Über die verschiedenen Leucocytozoon der Hühnerarten liegen Arbeiten von S. Neave, C. M. Wenyon, M. Mayer und Keysselitz, C. Mathis und M. Leger sowie J. de Haan bereits vor. Über eine Schizogonie des Leucocytozoon berichtete Fantham. Beim Haushuhn in den Tropen sind Leucocytozoon von Schüffner (uned.) C. Mathis und M. Leger und J. de Haan gesehen worden. Von keinem dieser Leucocytozoon ist der Entwicklungskreis bis jetzt ganz bekannt geworden, und wir sind daher, da die Berechtigung einer Nomenklatur auf Grund der Verschiedenheit der Wirtstiere nicht anerkannt werden kann, derzeit nicht in der Lage definitiv die Spezies zu bestimmen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das Huhnleucocytozoon, das Schüffner und mir Anlaß zu Untersuchungen gegeben hatte, dasselbe ist, das J. de Haan in Batavia untersucht hat. J. de Haan identifiziert es mit dem *Leucocytozoon neavei* des *Numida*-Huhnes (Afrika), mit dem es bezüglich der Größe und des Aussehens die größte Ähnlichkeit besitzt, nur daß die Ectosomaspitzen sich auch unabhängig vom Entosoma bewegen können (Wenyon). Die (a) Agamonten erster Art, die den Wirtszellkern aushöhlen, sowie die (b) keulenförmigen Formen, die den Kern leicht eindellen und oft schon die sexuellen Charaktere aufgeprägt haben, sind wiederum dem *Leucocytozoon sabrazesi* (C. Mathis u. M. Leger) ähnlich. *L. sabrazesi* ist ♀ 23,87 μ lang, 4,4 μ breit, ♂ 23,87 μ lang, 3,2 μ breit. Bei dem Sumatraleucocytozoon beträgt der größte Durchmesser von dem einen Ectosomahorn zum anderen während des Lebens gemessen 44,6—66 μ (bei den weiblichen Formen):

♀ 100 Individuen	♂ 49 Individuen
44,6 μ = 2	1
46,2 μ = 2	1
49,5 μ = 15	8, 47,9 μ = 1
51,2 μ = 5	1
52,8 μ = 8	4
54,5 μ = 5	4
56,1 μ = 8	4
57,8 μ = 26	8
59,4 μ = 7	4
61 μ = 7	5
62,7 μ = 2	4
64,3 μ = 6	3
66 μ = 7	1
100	49

Bei der Messung der ♂ Formen ergab die Zählkurve bei 49,5 μ und 57,8 μ zwei Maxima, die darauf hindeuten, daß der Untersuchung trotz vollkommener morphologischer Gleichheit vielleicht doch zwei Formvarietäten zugrunde lagen.

Bei dem Sumatraleucocytozoon sind außerdem die Ectosomakörner mit einer eigentümlichen krümeligen, dendritischen Masse erfüllt, die sich nach GIEMSA rot färbt und mit den Vitalfarbstoffen in charakteristischer Weise zum Vorschein kommt — diese Substanzen vermisse ich teilweise bei *L. caulleryi* und *sabrazesi*. Da also sowohl bezüglich der Größe als auch sonst gewisse strukturelle Unterschiede vorliegen, möchte ich vorläufig dieses Leucocytozoon *L. schüffneri* nennen; aus den folgenden Darlegungen geht aber hervor, daß die Bezeichnung *Leucocytozoon* in der Zukunft wohl fallen muß, wir sind aber noch nicht berechtigt, einen neuen Namen einzuführen, da die Trypanosomennatur dieses Organismus noch nicht allenthalben anerkannt und der Entwicklungskreis nicht ganz bekannt ist.

Im Huhnorganismus findet man sehr mannigfach aussehende „Ruheformen“, die man in drei Gruppen einteilen kann: a) kleine Agamonten in 1—4 (selten) Zahl, die den Kern der Wirtszelle tief aushöhlen, ihn deformieren und mit ihm ziemlich innig verschmelzen; b) keulenförmige oder bohnenförmige Parasiten, die den Wirtszellkern nur leicht einbuchten und als eine Zwischengruppe der kleinen Agamonten zu den großen Gamonten zu betrachten sind (Fig. 52—54). Diese Formen bieten der Deutung die größten Schwierigkeiten dar und ihre Natur konnte nicht in allen Fällen einwandfrei festgestellt werden. c) Die altbekannten Gameten, von denen es noch zweifelhaft erscheint, ob deren Ectosomaspitzen und -anhänge zu dem Parasiten selbst (SCHAUDINN) oder zu der Wirtszelle gehören.

Außerdem kommen größere „Agamonten“ in Zwei- bis Dreizahl vor, die den Wirtszellkern gleichfalls aushöhlen und deformieren und die wahrscheinlich auf eine „Parthenogenese“ zurückzuführen sind (Fig. 55—59).

Im allgemeinen kann man den Entwicklungskreis im Huhn in Agamogonie und Gamogonie einteilen. Die Agamonten der ersten Art unterscheiden sich durch die tiefgehende Deformation des Wirtszellkernes ganz wesentlich von allen anderen späteren Stadien.

Die Agamonten erster Art sind bei anderen Formen von MAYER u. KEYSSELITZ, WENYON, CARDAMATIS, MATHIS u. LEGER sowie OGAWA beobachtet worden.



Eine eigentliche Schizogonie nach Art der Malariaparasiten oder *Proteosoma* ist trotz systematischen, länger andauernden Suchens von mir niemals gesehen worden, ebenso blieben die Bemühungen von Wenyon, Mayer u. Keysselitz, Mathis u. Leger, sowie Cardamatis in diesem Sinne negativ (vgl. dagegen Fantham); wahrscheinlich fehlen bei manchen Formen diese Stadien ebenso wie beim *Halteridium* im Gegensatz zu *Haemoproteus* der Tauben und Reisvögel (Aragão u. Anschütz). Der Parasitismus der Agamonten ist in manchen Fällen insofern nicht ganz klar, als sie auch in lymphocytenähnlichen Zellen auftreten können, während sie im allgemeinen in verschieden alten Erythroblasten, die oft Vacuolen besitzen, vorkommen. Auf älteren Stadien des Parasitismus tauchen in den Zellen rotfärbbare, unregelmäßige Granulationen nach Art der Malariatüpfelung auf.

Das Plasma der jüngsten Agamonten färbt sich gleichmäßig und intensiv blau, zuweilen sind in ihm 1—2 kleine lichtbrechende Granulationen fettartiger Natur suspendiert, die bei der Präparation gelöst werden und dann als Negativvacuolen imponieren. Gelegentlich „verlassen“ diese Agamonten ihre Wirtszelle (Fig. 46). Sie legen sich dem Wirtszellkern, den sie ausgehöhlt haben, sehr innig an und können nach dem Zugrundegehen der Zelle mit diesem Kern in eine andere Zelle eindringen (Fig. 47). Bei den häufig erfolgenden Zerteilungen der Wirtszellen nehmen sie Teile des Kerns mit (Fig. 48.) Aus diesem Grunde kann man nicht von einem einfachen Parasitismus, dessen Wesen bereits im „Centralbl. f. Bakteriol.“ diskutiert worden ist, reden. — Analog verhalten sich die größeren Agamonten, die vermutlich aus einer Parthenogenese hervorgegangen sind (Fig. 58, 59). Diese Agamonten sind besonders in der Lunge, ferner in der Milz beobachtet worden. Auch Doppel- und Mehrfachinfektionen gelangten zur Beobachtung.

Die keulenförmigen Formen, die zuweilen in großen geblähten Zellen vorkommen (Fig. 54), dellen den meist leicht aufgelockerten Kern nur ein. Neben dem Kern, der ein großes Caryosom führt, liegt oft ein „Nebenkern“. Die Wirtszellen sind zuweilen oval gestaltet und bergen verschiedene rotgefärbte Granulationen und Einschlüsse.

Außer diesen Formen kamen in den untersuchten Hühnern auch große und kleine Trypanosomen mit meist dunkelblau gefärbtem Protoplasma vor, von denen ich annehme, daß sie in den Entwicklungskreis des sog. Leucocytozoon hineingehören. Das kleine Trypanosoma besitzt am Hinterende eine zarte, rot färbbare geknöpfte Spitze, mit der es sich den Blutkörperchen anheftet. Das große Trypanosoma zeichnet sich durch ein deutliches Caryosom

sowie „Periplaststreifung“ aus (Fig. 62, 63). Neben den dunkelblauen Trypanosomen sind selten lichtblaue Formen gesehen worden, sowie einmal eine kleine kernlose Form, die sich dem Blutkörperchen dicht anschmiegte (Fig. 73). Teilungsstadien konnten niemals konstatiert werden.

Am Hinterende wurde manches Mal ein winziges plasmatisches Körnchen abgestoßen, analoge Eliminationsvorgänge sind bei *Tryp. paddae* gesehen worden.

Für die Zusammengehörigkeit beider Formen kann ich folgende, allerdings verschiedenwertige Gründe geltend machen:

1. Für die Annahme, ob das erwachsene Leucocytozoon (Gamont) ein Trypanosoma oder ein anderer intracellulärer Parasit ist, ist die Auffassung des sog. Ectosoma ausschlaggebend. Das Ectosoma verhält sich im Dunkelfeld und unter Einfluß von Saponin anders als die Membran eines Erythrocyten, es besitzt ferner, wie später noch genauer erörtert wird, eine Membranstruktur, wie sie bei den Protozoen vorkommt (Streifung); außerdem sind in ihm rote Korngebilde, die sich teilen können, nachweisbar, und auf späteren Stadien teilt es sich selbst in eigenartiger Weise (Fig. 65 f.); alles Momente, die dem entsprechenden Erythrocytenteil unter so pathologischen Zuständen nicht zukommen dürften, zum mindesten stehen sie bis jetzt ohne Analogie da.

2. Wie bereits Schaudinn, Mayer, Berliner, Ogawa, Doflein u. a. angeben, kann man auch bei unserer Form neben dem Hauptkern einen „Nebenkern“ (Blepharoplast?) nachweisen, der für die Trypanosomennatur der Zelle sprechen würde.

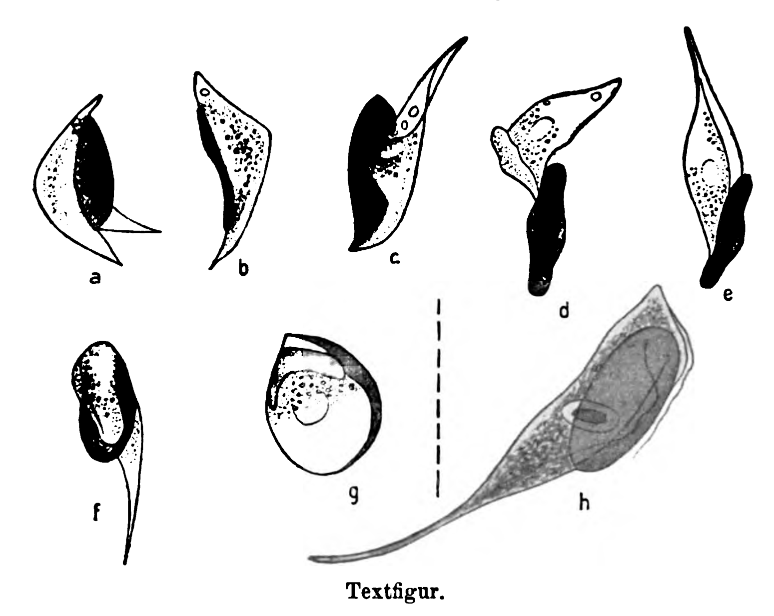
3. Oft ist das eine Ectosomahorn noch blau färbbar (Fig. 69) und man könnte sich entweder mit Schaudinn vorstellen, daß erst später das Protoplasma sich nach und nach im Inneren zu dem Entosoma ballt oder aber falls man einer Vorstellung von Mayer folgt, daß das Trypanosoma innerhalb der fremden Membran sich erst später zurückzieht. Gewisse Übergangsstadien sind auch von Ziemann (Malaria und andere Blutparasiten Taf. III. Fig. 30 u. 31) sowie M. Mayer (Arch. f. Protistenkunde Bd. 21, Taf. 23 Fig. 51) beobachtet worden.

4. In einem nativen Präparat umfaßte ein großes Trypanosom ein Blutkörperchen mit seinem Hinterende, wobei eine Fibrille frei wurde und lose hin und herflatterte (Textfig. h). Auch in Präparaten, die mit Saponin leicht vorbehandelt und mit Löffler's Geißelbeize nachgefärbt worden sind, glaube ich in dem Leucocytozoon den Schatten eines Blutkörperchens wiederzufinden (Fig. 65, ferner 70)



Schließlich habe ich die Stadien der Textfig. a—g und Fig. 72 während des Lebens verfolgt, leider vollzogen sich die wichtigen Umwandlungen zwischen f und g zur Nachtzeit und ich konnte sie nicht registrieren. Bei g liegt im Zentrum der Kern des Parasiten, ihm angelagert ist der Kern des Erythrocyten und seitlich wird das Ganze halbmondförmig von dem Hämaglobinrest umfaßt.

5. Es gelang einige Male unter dauernder Kontrolle aus einem *Leucocytozoon* im hängenden Tropfen am dritten Tage Crithidienflagellaten, die dieselben fettartigen Granula wie die Leucocytozoon beherbergten, zu züchten (Zimmertemp. 26—29° C im Dunklen aufbewahrt; Öse Parasitenblut + Öse Peptonwasser). In den ausgesuchten Kulturen waren vorher keine Trypanosomen vorhanden. —



Textfigur.

Nach dieser Abschweifung kehren wir wieder zur Betrachtung der Ruheformen des Leucocytozoon zurück. Die ♀ Formen besitzen ein dunkelblau tingierbares Protoplasma, das Fettgranula (Sudan, Osmium) und bei manchen Hühnern alkaliphile Granula (M. Mayer) in sich birgt. Der Kern ist blaß und bläschenförmig. Die etwas kleineren ♂ Formen führen ein diffus verstreutes Chromatin, das Protoplasma färbt sich blaßblau.

Für die Auffassung der reifen Leucocytozoonzelle ist die Deutung des Ectosoma, wie bereits angeführt worden ist, von prinzipieller Bedeutung. Der Übersichtlichkeit wegen sollen hier einige früher

bereits angeführte Gründe für die Parasitennatur des Ectosoma wiederholt werden. Ich kann zunächst eine Reihe von verschiedenwertigen Gründen namhaft machen, die gegen die einfache Deutung, daß das Ectosoma nur ein ausgedehntes wetzsteinförmiges Blutkörperchen sei, zu sprechen scheinen:

1. Durch Gallezusatz werden die roten Blutkörperchen früher aufgelöst als die sog. Leucocytozoonzellen; bei Zusatz von Saponin wird dieser Unterschied noch deutlicher — färbt man diese Stadien mit LÖFFLER's Geißelbeize, so nimmt die Membran des roten Blutkörperchens nur einen hauchartigen Farbenton an, während die Leucocytozoonzelle sich dunkler färbt — manches Mal konnte neben dem Erythrocytkern noch eine zarte Kontur nachgewiesen werden, die eventuell auf die Umgrenzung des ursprünglichen roten Blutkörperchens zurückzuführen wäre (Fig. 64, 65).

2. Im Dunkelfeldapparat (REICHERT's System) erscheint die Membran des Erythrocyten goldgelbglänzend im Gegensatz zum Leucocytozoon, bei dem die äußere Kontur bläulich-weiß erscheint

3. In frischen Präparaten wurden zuckende Bewegungen an den Ectosomahörnern beobachtet. Bewegungen an analogen Differenzierungen anderer Leucocytozoon beschrieb zuerst WENYON, führte sie jedoch auf Bewegungen des Entosoma zurück. J. DE HAAN hat demgegenüber Bewegungen an den Ectosomahörnern allein nachgewiesen, eine Beobachtung, die ich bestätigen kann: „In hat versche bloed op de verwarmde voorwerptafel, kan men zeer duidelijk waarnemen, dat deze spoelwormige lichamen eigenbeveging vertoonen".

4. In den mit LÖFFLER's Geißelbeize gefärbten Saponinpräparaten konnten mehrmals endständige Aufsplitterungen nachgewiesen werden, die an Derivaten der Erythrocyten nicht vorkommen würden (Fig. 65).

5. Auch die Natur der Oberflächenstrukturen der Leucocytozoonzelle scheint der Annahme, daß diese Bestandteile Derivate eines Erythrocyten sind, nicht günstig zu sein. Nach intensiven GIEMSA-färbungen kommen terminal in den Ectosomaspitzen zarte Kappenleisten wie etwa bei den großen „Spirochäten" zum Vorschein, außerdem wurde stellenweise eine Linie oder Leiste sichtbar gemacht, die wahrscheinlich der „line" DUTTON, TODD und TOBEY's analog mit der Membranleiste der Trypanosomen zu vergleichen wäre. Allerdings könnten Anhänger der Erythrocythypothese sie mit dem Randfaden der Rotzelle homologisieren.

6. Nach einer Saponinbehandlung wird eine Membranstreifung wahrnehmbar, die bereits SAMBON bei einzelnen anderen Formen beschrieben hatte. Nach Tinktionen mit GIEMSA's oder HEIDENHAIN's

Farbstoff tauchen hier körnige Felderungen auf, wie sie von Bütschli bei anderen Protozoen bereits vor längerer Zeit entdeckt worden sind (Fig. 66—68).

7. In den Ectosomahörnern kommen zuweilen dieselben fettartigen sudanpositiven Granulationen wie in dem auf älteren Stadien scharf abgesonderten Entosoma vor (Fig. 69). Manches Mal war das eine oder das andere Horn noch von dem blauen Entosomaplasma ausgefüllt, analoge Stadien bildete auch Sambon ab Allerdings sind diese Bilder auch mit der Annahme, daß ein trypanosomenähnlicher Organismus in den Erythrocyten eingedrungen ist und ihn durch seine Längsachsenbewegungen derart ausgebreitet hatte, wohl vereinbar.

8. In den Ectosomahörnern kamen mit Vitalfarbstoffen färbbare, gerinnselige Granulationen vor, die man allenfalls mit den sog. Vitalstrukturen veränderter Erythrocyten vergleichen könnte, dagegen tritt auch hier und zwar in einem jeden Horn auf manchen Stadien je ein rotfärbbares Korn auf, das sich bei den noch zu schildernden „Längsteilungen“ mit zerteilt und erst später körnig zerfällt.

9. Wiederholt sind in der Lunge, seltener im peripheren Blutkreislauf sog. „Längsteilungsstadien“ beobachtet worden, d. h. Formen bei denen die Ectosomahörner geteilt waren, während das Entosoma entweder schon geteilt oder im Stadium der letzten Zerteilung begriffen war (Fig. 71, 74 u. f.).

Gewisse Zwischenstadien sind von Sambon, Wenyon und J. de Haan gleichfalls konstatiert, wenn auch anders gedeutet worden. Sicherlich kann man, sofern man an der Erythrocythypothese festhält, in manchen Fällen auch von Doppelinfektionen reden, zumal nicht selten weibliche und männliche Entosomenzellen nebeneinander vorkommen. Aber auch diese letztere Schwierigkeit kann bei der Annahme der gynandrischen Natur der Trypanosomenzelle (Schaudinn) dahin umgangen werden, daß man die Teilsprößlinge als Decendenten einer reifenden Mutterzelle ansieht, bei der diese Teilung mit der Geschlechtsdifferenzierung zusammenfällt.

Im Sinne der letzteren Deutung wäre auch das seltene Vorkommen einer Agamogonie anzuführen, wogegen die Zahl der Gamonten auch beim alleinigen Vorkommen dieser vielfach zunimmt. — Aus der Pathologie ist mir bis jetzt kein analoges Beispiel bekannt geworden, nach dem eine infizierte Zelle sich mit dem Parasiten derart der „Länge“ nach teilen würde, daß statt zwei drei,

ja vier Ectosomahörner auftreten (Fig. 74). Der Erythrocytkern wird hierbei später mit durchgeschnürt, restituiert aber hernach doch wieder seine Form zur Norm, wenigstens fand ich nie Leucocytozoon mit großen und kleinen Kernen. Bezüglich des Erythrocytkernes habe ich zu den Mitteilungen im Centralblatt f. Bakteriologie nichts neues hinzuzufügen und verweise hier, um Wiederholungen zu vermeiden, auf das bereits Gesagte.

Mit einem 5 proz. Neutralrot-Methylenblaugemisch behandelt nehmen auf einer bestimmten Zwischenstufe der Färbung die männlichen Entosomabestandteile einen rötlichen, die weiblichen Entosomen einen blauen Farbenton, der sich später mehr ausgleicht, an (Fig. 74, 75). —

Aus meinen bisherigen Untersuchungen geht hervor, daß das Leucocytozoon im Huhnorganismus eine Agamogonie besitzt, bei der die Agamonten den Zellkern aushöhlen und daß daneben keulenförmige Zwischenformen vorkommen, die den Zellkern der Wirtszelle nur eindellen, wobei sein Chromatingerüst aufgelockert, netzartig wird. Dann kommt eine Gamogonie mit eigenartigen Zerteilungsstadien in der Lunge vor. Die Beobachtungen sind nicht lückenlos; nur eine künftige Forschung kann einige zweifelhafte Punkte, wie die Natur der Ectosomahörner, der erwähnten Gamontenzerteilungen u. a. m., endgültig erledigen. Die Entscheidung kann nur die vitale Beobachtung des Eindringens des Parasiten in die Zelle oder (nach der hier verfochtenen Ansicht) der Aufnahme der Zelle vom Parasiten aus bringen. — Die Reifung der Geschlechtsformen verfolgt man am besten an Eisenhämatoxylinpräparaten. In dem Caryosom der ♀ Zelle tritt eine winzige Spindel auf, die sich zuerst einseitig an einer Chromatinplatte entwickelt und so den *Plasmodiophora*-Spindeln nicht unähnlich ist. Der Nebenkern, der nicht immer sichtbar war, zerteilt sich zweimal, wobei ein Teilstück dicht an die Membran rückt, um hier wahrscheinlich nach außen zu treten. Die reife Zelle rotiert in dem zusammengefalteten Ectosoma; dabei werden mit Brillantkresylblau violett färbbare Körnchen an der Peripherie abgestoßen.

In der männlichen Zelle tritt anfänglich gleichfalls eine große, blaßfärbbare „Spindel" auf, die später durch diffus verteiltes Chromatin ersetzt wird. Sobald sich dieses zu einzelnen Gruppen und Fädchen sammelt, treten hier 8 färbbare Kerngebilde auf — die vermutlichen Bildner der Microgameten. Die Microgametenausbildung sowie Befruchtung der weiblichen Zelle unterscheidet sich durch nichts von

den oft beschriebenen Befruchtungsvorgängen der übrigen *Leucocytozoon* und *Halteridium* und es erübrigt sich hier näher darauf einzugehen.

In einem Blutausstrich eines mit Leucocytozoon infizierten Huhnes wurden kleine toxoplasmaähnliche Teilungsformen gesehen.

Die Hühner waren auch mit *Proteosoma* infiziert, die Schizogonie unterschied sich nicht von der Schizogonie der bekannten *Proteosoma*-Formen und lieferte meist 24 Merozoiten.

Bei einer an einer Halteridiuminfektion leidenden Taube kamen auch kleine Trypanosomen (Fig. 93) vor. Aragao (Arch. f. Protistenkunde 12. Bd. 1908) sah bei argentinischen Tauben ein Trypanosoma, das er mit dem von Hanna in Indien beschriebenen Taubentrypanosoma vergleicht und im Sinne von Novy und Mac Neal *Tryp. avium* bezeichnet.

Literatur.

(Ältere Literatur siehe Mathis u. Leger.)

1) Berliner, E.: Flagellatensudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 1909.
2) Cardamatis, P.: L'Haemamoeba ziemanni daprès les observations faites. Centralbl. f. Bakt., I. Abt. Orig. Bd. 60 3/4 p. 241 1911.
3) Haan, J. de: Protozoën in hat bloed v. kippen. Geneeskundig Tijdschrift v. Neederlandsch-Indië D. 51 1911 p. 611.
4) Keysselitz u. Mayer: Über ein Leucocytozoon von einem ostafrikanischen Perlhuhn (Guttera pucherani Hartl.). Arch. f. Protisten. Bd. 16 1909 p. 237.
5) Mayer, M.: Über ein Halteridium und Leucocytozoon des Waldkauzes usw. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1911.
6) Mathis, C. u. Leger, M.: Recherches d. Parasitologie et d. Pathologie hum. et animal. au Tonkin. Masson et Comp. Paris 1911. (Dort weitere Literatur.)
7) Neave, S.: 2e Report of the Wellcome Research Labor. Khartoum 1906.
8) Ogawa, M.: Notizen über die blutparasitischen Protozoen bei japanischen Vögeln. Arch. f. Protistenk. Bd. 24 1911.
9) Prowazek, S. v.: Studien zur Lehre vom Geschlechtsdimorphismus der Trypanosomen. Centralbl. f. Bakt. Orig. Bd. 62 3/4 p. 269 1912.
10) Sambon: Remarks on the avian Haemoprotozoa of the genus Leucocytozoon. Journ. of trop. Med. 1908 u. 1909.
11) Schaudinn, F.: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte 1904.
12) Wenyon: 3d Report of the Wellcome Research Laboratories. Khartoum 1908.

IV. Chlamydozoen.

In Sumatra wurden in Gemeinschaft mit Dr. Leber aus der Gruppe von Microorganismen, die unter dem provisorischen Sammelnamen Chlamydozoa zusammengefaßt und als eine intermediäre

Gruppe zwischen Protozoen und Bakterien eingereiht worden sind, die Virusarten von Variola, Molluskum contagiosum und Trachom untersucht.

Zunächst möchte ich darauf hinweisen, daß die vorläufige Chlamydozoengruppe einer weiteren, tiefgreifenden Gliederung unterworfen werden muß:

a) Trachom-Einschlußblennorhoegruppe: Durch die Feststellungen Lindner's wird die Auffassung von der Beteiligung des Zellplastins im färberischen Sinne an dem Einschluß zweifelhaft, so daß die fraglichen Epithelioseeinschlüsse bezüglich der Deutung ihrer Natur nach der Parasitenseite hin wohl eine Bereicherung erfahren werden. Sie bestehen aus den zentralen Elementarkörpern und den nach Giemsa blaufärbbaren, peripheren Initialkörpern, die auch frei vorkommen.

b) Variola-Vaccinegruppe umfaßt Erreger mit freien Elementarkörpern, die auch intracellulär vorkommen — die eigentlichen Einschlüsse sind Reaktionsprodukte, an denen sich Chromatin- und Plastinelemente (im färberischen Sinn) der Zelle, nicht des Kernes beteiligen. Nach meinen Beobachtungen kommen noch größere Elemente, die „Initialkörper", frei im Zellplasma und auch im Einschluß vor. Nach den bisherigen Untersuchungen scheinen die Einschlüsse nicht allein Deszendenten einer Metamorphose oder Hypertrophie vorgebildeter Strukturen der Zelle, wie Archoplasmen, Zentralapparaten, Nucleolen, sondern Metagenesen von in der Zelle vorkommenden Substanzen wie Plastinen, Chromatinen usw. zu sein.

Die meisten tatsächlich nachweisbaren, bekannten Strukturbestandteile der Zelle wie Archoplasmen, Zentren, Kernschleifen usw. können auf gewissen Stadien, abgesehen von den in der Zwei- bis Mehrzahl vorkommenden Einschlüssen normal oder annähernd normal funktionieren.

c) Molluskumgruppe. Hier treten die allein nachweisbaren Elementarkörper sicher intracellulär auf. Der Einschluß der sich zuerst in der Nähe des Kernes ausbildet, besteht aus einer nach Giemsa blaufärbbaren Komponente, die durch die wuchernden und sich vermehrenden Körperchen zu einem spongiösen Balkenwerk später zusammengedrängt wird. Auf älteren Stadien wird der Einschluß fast nur von den Elementarkörperchen gebildet. Außerdem kommen meist an dem Balkenwerk unregelmäßige plumpe, stäbchenförmige oder rundliche nicht parasitäre Gebilde vor, die Lipschütz beschrieben hatte und die tinktoriell eine gewisse Verwandtschaft

mit Kernstoffen (veränderten Plastinen) besitzen und wahrscheinlich Keratohyaline darstellen.

Das Epitheliom der Vögel besitzt zwei Arten von solchen Einschlüssen (Pockenkörperchen mit Elementarkörnern und Körperchen zweiter Art. Benda, Apolant, Schuberg und Schubotz), deren Natur noch unklar ist. Beim Epitheliom der Vögel gewinnt im Laufe der Infektion das Zellplasma ein aufgelockertes, ödematöses Aussehen (vgl. Schuberg und Schubotz) im Gegensatz zum Molluskumplasma. —

Die hier aufgezählten Chlamydozoenunterschiede können aber zunächst durch eine Nomenklatur nicht zum Ausdruck gebracht werden, weil die Entwicklung des Virus und das Verhalten der Einschlüsse noch nicht definitiv geklärt ist.

In den Variolaausstrichen aus Deli, die ich der Güte des Herrn Dr. de Praag verdanke, wurden abermals die nach Löffler ungemein scharf färbbaren Elementarkörper, die sich durch ihre distinkte Gestalt und Färbung sowie Teilung von gewöhnlichen Eiweißniederschlägen und Ausfällungen unterscheiden, gefunden. Diese kleinsten Gebilde untersucht man ungefärbt ebenso wie die Molluskumelementarkörper am besten, indem man sie dünn auf ein Deckgläschen ausstreicht, dieses mittels Wachsfüßchen an einen Objektträger montiert und dann ohne flüssige Intermedien mikroskopiert (homog. Immers. Okular 8). Vitalfärbungen mit alkalischem Brillantkresylblau sind zu empfehlen. Neben den kleinsten Elementarkörpern sind auch größere Gebilde beobachtet worden.

In den nach Giemsa gefärbten Ausstrichen zeigten einzelne Zellen vergrößerte Nucleolen, enthielten blautingierte Einschlüsse und außerdem oft bei seitlich verdrängtem Kern ein zentrales chromatoides Netzwerk. Daneben sind Zelldegenerationen, caryolytische Vorgänge, Zellinklusionen usw. konstatiert worden.

Literatur.

1) Handbuch der pathogenen Protozoen. 2. Lieferung: Chlamydozoen. Allgemeines von S. v. Prowazek und B. Lipschütz. Leipzig (A. Barth) 1911.

2) Schuberg, A. u. Schubotz, H.: Zur Frage der Geflügelpocken. 4. Tagung der freien Vereinigung für Mikrobiologie in Berlin 1910. Centralbl. f. Bakt. Ref. Bd. 47.

Für die mannigfachen Unterstützungen während eines Aufenthaltes in Deli spreche ich Herrn Dr. Schüffner, Herrn Salm, Administrateur der Senembah-Maatschapij, Herrn Dr. Kuenen und Dr. de Praag meinen besten Dank aus.

Tafelerklärung.

Tafel 19.

Fig. 1—9. *Herpetomonas muscae domest.* Alte unveränderte Zeichnungen 1903—1904.

Fig. 1 40 μ lang, Fig. 2 16 μ lang, Fig. 3 34 μ lang, Fig. 4 10 μ lang, Fig. 5 Oc. 8 hom. Imm., Fig. 6 Oc. 8, Fig. 7 Oc. 8 12 μ lang.

Fig. 9. „Cyste" von *Herpetomonas*, Oc. 18 8 μ lang, 6 μ breit.

Fig. 10. *Herpetomonas* aus einem sich entwickelnden *Sarcophaga*-Ei im Dotter 10 μ lang.

Fig. 11. *Fanapepea* aus Samoa. Oc. 4.

Fig. 12—14. *Trichomonas*-Cysten. E.-H., stark differenziert. Oc. 4.

Fig. 15. Dauercyste aus Orang-Utan nach 24 Stunden. Oc. 4.

Fig. 16. *Trichomonas.* Orang-Utan. Oc. 6.

Fig. 17—19. Surratrypanosomen. Hom. Imm.

Fig. 17 Oc. 12. Saponin „gelöst". Löffler-Färbung. Fig. 18—19 Oc. 8.

Fig. 20—24. Hämogregarinen aus *Bufo melanostictus.*

Fig. 20 Oc. 4, die anderen Stadien Oc. 6 gezeichnet, Tischhöhe. (Orig. von H. Sykora.)

Fig. 22. Stadium im Leucocyten.

Fig. 25. Todd'sche Körper. Färbung mit 5proz. Methylenblau + 5proz. Neutralrot (vital).

Fig. 26. Hämogregarinen aus dem Krokodil. Oc. 4.

Fig. 27. Hämogregarinen aus dem *Varanus.*

Fig. 28—36. Hämogregarinen des *Python.* Oc. 8, gez. Objekthöhe.

Fig. 28—29. Lange schlanke Form, die den Kern in die Länge zieht.

Fig. 30. Form mit deutlicher Membran.

Fig. 31. Individuum im Leucocyten.

Fig. 32. Freie Form aus der Lunge.

Fig. 33. Doppelinfektion.

Fig. 34. Kapsel zum Teil gesprengt und zusammengerollt; ein chromatoider Körper wird abgestoßen.

Fig. 35 u. 36. „Weibliche" Formen.

Tafel 20.

Fig. 37 u. 38. Hämogregarinen des *Python.* Oc. 8. Fig. 37 ♂, Fig. 38 wahrscheinlich Copulation.

Fig. 39—42. Blutkörper des *Python* mit Hämoglobinkristallen.

Fig. 43—74. *Leucocytozoon* des Huhnes.

Fig. 43 Oc. 4, Vergr. 1400. Fig. 44—54 Oc. 6.

Fig. 43—51. Agamonten erster Art.

Fig. 46. Verlassen der Wirtszelle.

Fig. 47. Agamont mit einem fremden Kern tritt in eine neue Zelle ein deren Kern er aushöhlt und mit ihm sich fest vereinigt.

Fig. 48. Der fremde Zellkern rund, mannigfach verzerrt, so daß es manches Mal den Anschein gewinnt, als ob die Parasiten in dem Kern selbst schmarotzen würden (Fig. 45, 48, 49, 51).

Fig. 52—54. Agamonten zweiter Art; keulenförmige Formen.

Fig. 54 stark gepreßt; Art der Wirtszelle unbestimmbar.

Fig. 55. Vergr. 1400, Oc. 4. Kern der Wirtszelle mit dem Entosoma innig verbunden, während das Ectosoma sich abhebt.

Fig. 56. Zwei junge Agamonten in einem Erythrocyten (Oc. 4).

Fig. 55, 57—59. (Fig. 57—59 Oc. 8). Vermehrung wahrscheinlich im Anschluß an eine Parthenogenese; deutliche Caryosome.

Fig. 60, 61. Kleine Trypanosomen (Oc. 8).

Fig. 62—63. Großes Trypanosoma (Oc. 6). Fig. 63. Feuchte Fixierung E.-H.

Fig. 64—66. Oc. 8. Saponineinwirkung und LÖFFLER-Färbung; bei Fig. 66 besonders intensiv.

Fig. 64. Ectosoma haftet stellenweise an; Anschwellungen.

Fig. 65. Ectosoma dunkler als die Hülle der Erythrocyten. Im Ectosoma Andeutung eines Erythrocyten.

Fig. 67. Eisenhämatoxylin, feuchte Fixierung; äußere Streifung.

Fig. 68. Dasselbe bei verschiedenen Einstellungen.

Fig. 69. Entosoma füllt einseitig das Ectosoma aus; im Ectosoma liegt noch eine Fettalveole.

Fig. 70 u. 71. Nach dem Leben gezeichnet. Oc. 4. Fig. 70 analog zu Fig. 65.

Fig. 72. Oc. 8. Parasit von der Form eines stumpfen, kurzgeißeligen Trypanosomas „drang“ in einen Erythrocyten bzw. vereinbarte ein rotes Blutkörperchen. Nach 24 Stunden gezeichnet.

Fig. 73. Oc. 6. Kleines kernloses Trypanosoma.

Fig. 74. Gamonten ♂ und ♀ mit 5proz. Methylenblau und Neutralrotgemisch vital gefärbt (Oc. 4).

Tafel 21.

Fig. 75—92. Gamonten von Leucocytozoon.

Fig. 75 Oc. 6; Fig. 76, 78, 79, 80—84 Oc. 6; Fig. 77, 83 Oc. 4.

Fig. 85—92. Feuchte Fixierung. Fig. 85 GRENACHER's Hämatoxylin, alle übrigen E.-H. Oc. 8 mit Querschnitt. Fig. 85 Oc. 6.

Fig. 75—83. Anscheinende Teilung. Fig. 79, 80 ♂ und ♀. Fig. 82 zwei ♂ Zellen.

Fig. 84. Reife weibliche Zelle mit Nebenkern.

Fig. 85. Feuchte Fixierung, GRENACHER's Hämatoxylin, rechts reife ♀ Zelle.

Fig. 86—89. ♀ Zellen mit Reifungsteilungen. Fig. 86—88 kleine Caryosomspindeln.

Fig. 90—92. Reifende ♂ Zellen.

Fig. 93. Oc. 6. Trypanosoma der Taube.



La conjugaison et la différenciation sexuelle chez les Infusoires (Enriques et Zweibaum).

V.

Les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum*.

Par

Jules Zweibaum.

(Avec 3 figures dans le texte.)

Table des matières.



I. Introduction.

Les nombreux travaux et les discussions auxquels a donné lieu la célèbre formule de Maupas, de facteurs déterminant la conjugaison chez les Ciliés — n'ont pas apporté d'éclaircissement positif à cette question de première importance dans la biologie des Infusoires.

Une série de travaux a contribué à démontrer l'inexactitude de ces facteurs principaux. La sénilité étroitement liée avec la conjugaison — telle quelle a été conçue par Maupas — a été démontrée par Enriques comme une action externe dûe à l'influence des Bactéries.

La maturité karyogamique ainsi que la conception de l'origine ancestrale différente a été contredite par Calkins qui a demontré en effet la possibilité d'une conjugaison endogamique pour le *Paramaecium caudatum* et par Enriques dans ses recherches très décisives faites sur les autres Infusoirs. Cet auteur a en outre demontré la possibilité d'une conjugaison entre de très proches parents — même exconjugants (*Colpoda steini — Opercularia coarctata — Chilodon uncinatus*).

Calkins en outre contredit — injustement — un des facteurs le plus juste, — le plus exacte — à mon avis — comme je le démontrerai plus loin de la formule de Maupas — savoir le jeune préalable à la conjugaison de Ciliés.

Quoique tous ces travaux aient contribué à la decouverte de faits très intéressants pour le progrès de la connaissance de la physiologie de la conjugaison des Infusoires Ciliés, ils n'ont cependant pas apporté une connaissance exacte et positive de la conjugaison chez les Ciliés; même ont introduit des conceptions erronées de la parthenogénèse expérimentale (Calkins, Popoff).

Dernièrement encore pour les Paramaecies Jennings determine diverses races — injustement à mon avis — et affirme que les conditions de conjugaison diffèrent considérablement selon ces races.

L'auteur déplace ainsi le centre de gravité de la question sans ajouter une conception nouvelle et un déterminisme positif dans les considérations de conjugaison chez les Paramaecies. Enriques au contraire oppose à l'antique conception de causes intrinsèques déterminant la conjugaison — la théorie de causes extrinsèques — du milieu ambiant dans la considération de ces phénomènes. Développant dernièrement sa théorie, il détermine un nouveau facteur — celui de la composition saline du milieu et la concentration — auxquelles auteur attribue la valeur nécessaire et productive des épidémies de conjugaison. En effet en étudiant quantitativement et qualitativement la composition saline du milieu, l'auteur trouve que l'épidémie de conjugaison chez les *Cryptochilum nigricans* varie très considérablement suivant la concentration et la nature chimique de ce milieu.

Ce nouveau facteur, bien qu'il ne soit pas, à mon avis, le facteur principal — a pourtant une très grande valeur dans la considération de la conjugaison chez les Cilies.

C'est dans le but de déterminer les conditions nécessaires et suffisantes de conjugaison chez le *Paramaecium caudatum*, et en même temps pour étudier l'action quantitative et qualitative du milieu salin sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison — que j'entrepris la présente recherche.

II. Méthode et technique.

Les cultures en expérience dérivent toutes d'un seul individu isolé le 14/XII 1909 et ont été tenues à la température constante de 20°—23° C du thermostate. La nourriture consistait en foin maigre bouilli dans de l'eau distillée pendant 3—5 minutes.

Une petite quantité de ce foin fournit une nourriture très riche à la culture mère.

Les cultures mères ont été faites dans les cristallisatoirs de diamètre 15,5 cm et hauteur 7,5.

Les grandes cultures pour les expériences de l'action de la disette ou de la riche nourriture — ont été faites dans les cristallisatoires de la même grandeur — et ont été tenus à la température de thermostate ou du laboratoire selon les cas.

Tous les 3 ou 4 jours — 30 cc de la culture mère étaient transportés dans un nouveau cristallisatoir où j'ajoutais de 120

à 150 cc d'eau distillée avec une quantité à peu près constante de foin.

J'obtiens ainsi la *culture continuative* de ENRIQUES incapable par elle — même de fournir les épidémies de conjugaison — ou fournissant de rares couples comme il m'est arrivé 5 fois pendant toute la durée des présentes recherches de les rencontrer. Le 3-ième jour la culture mère présente un développement très grand des Infusoires. Pour les expériences avec les sels — je me suis servi de petits vases couverts de grandeur à peu près constante et d'un diamètre interne de 5,5 cm, d'une hauteur de 2,2. Dans chacun de ces vases — j'ai distribué précisement 5 cc de la culture mère respectivement avec 15 cc d'eau distillée pure ou 15 cc de la solution saline à differentes concentrations — sans ajouter le foin.

Je provoque ainsi la disette — agent momentané, comme condition nécessaire — mais non suffisante pour la production des épidémies de conjugaison — la disette ou plutôt un état de déséquilibre relatif des conditions de nourriture et de concentration du milieu par rapport à l'equilibre préexistant.

Dans ces conditions les résultats ont été obtenus en général au bout de 16 à 24 heures — sauf quelques rares cas où les couples apparurent avant 14 ou après 36 heures après la mise en expérience.

Les réactifs ont été préparés en solutions volumetriques N/3 ... et plus, selon les cas, en me servant de substances anhydres.

La titration des petites cultures-vases dans les cas de concentration plus élevée a été affectuée peu à peu en ajoutant progressivement la solution saline à la culture contenant les Infusoires.

Dans tous les cas — je me suis servi d'eau distillée afin de réduire au minimum les sels de la culture.

Comme méthode de fixation j'ai employé le sublimé saturé en solution aqueuse — pour la coloration la double avec le carmin boracique et vert de méthyle. Cette coloration m'a donnée toujours de très bons resultats. Dans ces conditions le macronucleus se colore intensément en bleu — le micronucleus aussi que la citoplasma en rose intense. Les préparations in toto ont été incluses dans le baume de Canada.

Le *Paramaecium caudatum* a été déterminé par son appareil nucléaire consistant en un gros macronucleus — dans la petite excavation duquel siège un seul micronucleus.

Les conditions spéciales du technique seront décrites plus loin dans les parties spéciales.

III. I-ère partie.

1. Le développement de la culture.

La culture des Infusoires dans l'eau distillée alimentée par le foin en quantité relativement grande — à la température de 20—23° C présente dès ses premières journées un développement très grand d'Infusoires, mais au fur et à mesure de la décomposition plus profonde du foin — qui entraine le développement excessif des Bacteries — on observe une diminution progressive dans le developpement de Paramaecies. Et généralement dans ces conditions après 10 ou 12 jours s'établit un état d'équilibre entre le développement des Infusoires et celui des Bactéries.

Les cultures peuvent persister ainsi pendant un temps très long et se conservent d'autant mieux — que la température ne depasse pas 15—17° C. Il est évident, que dans ces conditions le développement des Infusoires est très faible. Il m'était possible d'éviter l'affaiblissement de la culture mère et de me procurer toujours des individus jeunes en changeant périodiquement le liquide cultural – suivant la méthode décrite plus haut au moyen de la culture continuative de Enriques.

Lorsqu'on augmente la quantité du foin — la dépérition de la culture est beaucoup plus rapide et après un temps plus ou moins court — on se trouve en présence d'une culture morte. La même dépérition de la culture peut être causée encore par la température elevée de 25–27° C d'action prolongée.

Les Paramaecies qu'on trouve dans une culture en dépérition ont les vacuols énormement agrandis — les mouvements lents; le liquide cultural est alors devenu opaque.

De la culture — que j'avais obtenu en partant d'un seul individu isolé — je développe quatre cultures mères avec une quantité de foin relativement grande, que j'appele respectivement A. B. C. D.

De la culture A en même temps je développe une culture continuative appelée A_1. — Les cultures A. B. C. D. sont abandonnés à la température du laboratoire variant pendant les mois d'hiver entre 6° et 15° C — pendant les mois d'été entre de 18°—23° C. La culture continuative A_1 au contraire est tenue à la température du thermostate variant de 20°–23° C. Le changement du liquide a été effectué periodiquement tous les trois-quatre jours.

Trois mois de changement périodique du liquide cultural ont approprié les Paramaecies à contracter l'union. —

En effet avec la solution de $AlCl_3$ à la concentration de N/24000 j'avais obtenu au lendemain des couples en quantité plutôt prononcée.

Donc les premières expériences — contrairement à ce qui arrive en général — ont été couronnées de succès. Mais — un mois plus tard — la culture continuative avait perdu la propriété de fournir les couples et malgré tous mes efforts et tous les moyens connus — que j'employais — la conjugaison n'est pas advenue ni dans la culture continuative A_1 ni dans les expériences faites avec les sels pendant 2—3 mois. Il est vrai — que j'ai observé par fois de très rares couples se former dans les petits vases avec une solution de NaCl — mais la formation de ces couples — n'a jamais duré plus d'une journée — et n'a jamais passé à l'état d'une epidémie de conjugaison.

Les cultures A. B. C. D. — après en avoir derivé les cultures confirmatives — n'ont pas fourni non plus de couples.

Dans les cultures originaires A. B. C. D. je n'ai jamais observé de couples se former pendant ce temps.

Ces cultures ont été abandonnées avec une nourriture abondante à la température du laboratoire sans y changer le liquide cultural et sans y ajouter de foin.

La culture continuative A_1 après — trois mois de changement periodique du liquide cultural a approprié de nouveau les Paramaecies à contracter l'union.

Le 11/III. J'obtiens les couples de la culture A_1 sous les conditions favorables à l'expérience et je fais des expériences provisoires avec les sels — comme je le montrerai plus loin.

2. La nourriture et la disette, comme les agents principales de la conjugaison.

Les nombreux variations et les irrégularités dans la production de couples en rapport avec la nourriture — m'ont induit à étudier systematiquement l'influence de la disette et de la riche nourriture sur la conjugaison.

C'est ce que je fais avec les cultures A. B. aussi qu'avec C et D.

J'ajoute ici entièrement le journal des expériences:

Le 12/III. Je distribue de la culture A_1 très riche en Paramaecies, qui ont passé la conjugaison, 100 cc du liquide cultural dans un cristallisatoir de diamètre 15.5 et de hauteur 7,5 — sans ajouter de foin et



100 cc — dans un autre cristallisatoir de même dimension avec une quantité relativement grande de foin maigre bouilli dans de l'eau distillée.

La première culture sera appelé A_1 et la seconde A_2.

Les 2 cultures sont abandonnées à la température du laboratoire variant entre 11° et 17° C.

Le 17/IV. Je développe parallelement les deux cultures continuatives de A_1 et A_2.

Le 19/IV. Les cultures A_1 et A_2 ont subi le premier changement du liquide cultural et du foin.

22/IV. J'ai préparé les expériences avec NaCl suivant la méthode décrite plus haut: 3 vases avec les Infusoires pris dans la culture A_1 et 3 — dans la culture A_2. — La solution NaCl à la concentration N/1200. Température du thermostate 21° C.

23/IV. On n'observe pas de couples dans les vases en expérience.

24/IV. Les 3 vases avec les Infusoires de la culture A_1 ont une grande quantité de couples. Dans les vases avec les Infusoires de la culture A_2 — on n'observe point la conjugaison.

25/IV. Dans les vases A_2 il n'y a pas de couples.

26/IV. Dans les vases A_2 on n'observe pas de couples.

27/IV. Les cultures A_1 et A_2 ont subi le deuxième changement du liquide cultural et du foin.

30/IV. J'ai préparé les expériences avec $AlCl_3$; 3 vases avec les Infusoires pris dans la culture A_1 et 3 — dans la culture A_2.

1/V. Riche épidémie de conjugaison dans les trois vases de la culture A_1. — Dans les vases de la culture A_2 on n'observe pas de couples.

2/V. Les vases de la culture A_2 n'ont pas de couples.

3/V. A_2. On n'observe pas de couples.

La culture A_1 après 5—6 semaines de disette prolongée a appropriée les Paramaecies à contracter l'union.

La culture continuative A_1 est abandonnée.

3/V. La culture A_2 a subi le changement du liquide et du foin.

6/V. Expérience de 5 vases de la culture A_2. — Solution NaCl à la concentration N/1200. Température 20° C.

7/V. On n'observe pas de couples.

8/V. Pas de couples.

9/V. Pas de couples.

Le 7/V. La culture A_2 a subi du nouveau le changement du foin et du liquide cultural.

12/V. Je prépare 5 vases de la culture A_2. Solution NaCl N/1200. Température du thermostate 21° C.

13/V. On n'observe pas de couples dans les vases en expérience.

14/V. Il n'y a pas de couples.

15/V. Absence de couples.

Le 14/V. Je change du nouveau le foin et le liquide de la culture A_2.

19/V. Expérience de 5 vases. — Solution NaCl. Température du 20° C.

20/V. On n'observe pas de couples dans les vases en expérience.

21/V. On n'observe pas de couples.

22/V. Il n'y a pas de couples.

La culture A_2 n'a pas encore appropriée les Paramaecies à contracter l'union.

30/V. Changement du liquide et du foin de la culture A_2.

5/VI. Expérience de 6 vases. — Solution $AlCl_3$ à la concentration N/24000. — Température du laboratoire 20° C.

6/VI. Pas de couples.

7/VI. Pas de couples.

Le 5/VI. La culture A_2 subit le changement du foin et du liquide.

8/VI. On n'observe pas de couples.

8/VI. Changement du foin et du liquide cultural.

10/VI. Expérience de 6 vases. — Solution $AlCl_3$ à la concentration N/24000. — Température du laboratoire 20° C.

11/VI. On n'observe pas de couples.

12/VI. Il n'y a pas de couples.

13/VI. Il n'y a pas de couples.

Le 11/VI. Nouveau changement du foin et du liquide cultural.

Le 13/VI. Expérience de 6 vases. — Solution $AlCl_3$ N/24000. — Température 21° C.

14/VI. Pas de couples dans les vases en expérience.

15/VI. On n'observe pas de couples.

16/VI. Il n'y a pas de couples.

Le 15/VI. Changement du liquide cultural et du foin de la culture A_2.

Le 17/VI. Expérience de 6 vases. — Solution $AlCl_3$ à la concentration de N/24000.

18/VI. Dans les vases on n'observe pas de couples.

19/VI. Pas de couples.

20/VI. Il n'y a pas de couples.

Le 18/VI. Je change du nouveau le liquide cultural et le foin.

Le 21/VI. Expérience de 6 vases. — Solution saline $AlCl_3$ — à la concentration de N/24000.

22/VI. On n'observe pas de couples.

23/VI. Il n'y a pas de couples.

24/VI. Il n'y a pas de couples.

La culture A_2 après avoir été abandonnée avec une riche nourriture pendant 5 semaines — après 3 mois du changement du liquide n'a pas encore appropié les Infusoires à contracter l'union.

Le 14/V. De la culture A_1 je développe une culture continuative.

16/VI. Changement du foin et du liquide cultural.

19/VI. Expérience de 6 vases de la culture A_1. — Solution $AlCl_3$ à la concentration de N/24000. — Température du laboratoire 21° C.

20/VI. Conjugaison dans toutes les vases de la culture A_1.

21/VI. On observe encore des couples.

22/VI. On n'observe plus de couples.

La culture A_1 après trois mois de vie dans les conditions de disette conserve encore la propriété de fournir des couples.

Les cultures A. B. C. D. — comme je m'en suis assuré en différentes reprises n'ont jamais fourni de couples ni dans les cultures originaires — ni dans les cultures continuatives pendant tout ce temps.

J'ai repété avec la culture B les mêmes expériences — qu'avec les cultures A_1 et A_2. La culture était incapable de fournir des couples; je la rends appropriée et de nouveau par le moyen de la riche nourriture elle est rendue infeconde. Du reste voici les renseignements tirés entièrement de mon journal d'expériences.

Le 14/XI. De la culture B je développe une culture continuative, tenue à la température du thermostate de 20°—23° C.

Le 16/XI. Changement du liquide cultural et du foin.

Le 20/XI. Je distribue 100 cc de la culture continuative dans un cristallisatoir — sans y ajouter de foin et

100 cc dans un autre cristallisatoir avec une quantité relativement grande de foin.

La première culture sera appelée B_1 et la seconde B_2.

En même temps je mets en expérience 6 vases avec les Infusoires de la culture B_2.

21/XI. On n'observe pas de couples dans les vases en expérience.

22/XI. Il n'y a pas de couples.

Le 23/XI. La culture B_2 a subi le changement du foin et du liquide cultural.

27/XI. En expérience 6 vases de la culture B_2. — Solution saline, $AlCl_3$ à la concentration N/24 000. — Température du thermostate 21° C.

28/XI. On n'observe pas de couples.

29/XI. On n'observe pas de couples.

30/XI. On n'observe pas de couples.

Le 27/XI. La culture a subi du nouveau le changement du liquide cultural et du foin.

3/XII. En expérience 5 vases. — Solution saline $AlCl_3$ à la concentration N/24 000.

4/XII. On n'observe pas de couples.

5/XII. On n'observe pas de couples.

6/XII. On n'observe pas de couples.

La culture est abandonnée pour cinq jours. — Le 11/XII elle subit le changement du liquide cultural et du foin.

Le 13/XII. En expérience 6 vases. Solution saline — comme avant.

14/XII. Il n'y a pas de couples.

15/XII. On n'observe pas de couples.

16/XII. Pas de couples.

Le 16/XII. La culture B_2 a subi de nouveau le changement du liquide.

De la culture B_1 je développe une culture continuative.

Le 19/XII. En expérience 8 vases —

4 vases de la culture B_1 continuative et

4 vases de la culture B_2. — Solution saline comme avant.

20/XII. On n'observe de couples — ni dans les vases de la culture B_1 ni dans ceux de la culture B_2.

21/XII. Il n'y a pas de couples.

22/XII. On n'observe pas de couples.

Le 21/XII. La culture B_1 et B_2 ont subi le changement du liquide cultural et du foin.

24/XII. En expérience 8 vases —

4 vases de la culture B_1 et

4 vases de la culture B_2. — Solution saline $AlCl_3$ à la concentration de N/ 24 000.

25/XII. On n'observe pas de couples dans les cultures.

26/XII. Pas de couples.

27/XII. Pas de couples.

Le 26/XII. Les cultures B_1 et B_2 ont subi le changement du liquide cultural et du foin.

28/XII. En expérience 4 vases de la culture B_1 et 4 vases de la B_2. — Solution saline $AlCl_3$ à la concentration de N/24000.

29/XII. Conjugaison dans tous les vases de la culture B_1.

La culture B_1 incapable pendant 6 mois de fournir des couples — après avoir subi une disette de 6 semaines a approprié les Paramaecies à contracter l'union.

Les 4 vases de la culture continuative B_2 — n'ont point de couples.

30/XII. Dans les vases de la culture B_2 on n'observe pas de couples.

31/XII. On n'observe pas de couples.

Les cultures B_1 et B_2 sont abandonnées.

De la culture B_1 — qui a approprié les Infusoires à unir les couples — je produits dans de petites vases la conjugaison. — Solution saline $AlCl_3$ à la concentration N/24000.

Les Paramaecies qui ont subi la conjugaison sont mis dans un cristallisatoir avec une riche nourriture et le 2/I sont abandonnés à la température du laboratoire — dans les conditions identiques aux expériences précédentes.

En même temps de la culture B je développe une culture continuative nouvelle.

La première culture est appelée B_1 et la seconde continuative B_2.

5/I. La culture B_2 a subi le changement du liquide cultural et du foin.

8/I. Nouveau changement du liquide cultural.

1/1I. Changement du liquide cultural.

13/I. En expérience 6 vases avec les Paramaecies pris de la culture continuative B_2. — Solution saline NaCl à la concentration N/1200.

14/I. On n'observe pas de couples.

15/I. On n'observe pas de couples.

16/I. On n'observe pas de couples.

Le 15/I. La culture B_2 a subi du nouveau le changement du liquide.

17/I. En expèrience 6 vases — conditions de l'expérience — comme avant.

18/I. Il n'y a pas de couples.

19/I. Il n'y a pas de couples.

20/I. Il n'y a pas de couples.

Le 24/I. De la culture continuative B_2 je prends 100 cc de culture et je l'abandonne sans ajouter de foin à la température du laboratoire pour observer l'action de la disette prolongée.

3/III. De la culture B_1 abandonnée avec une riche nourriture le 2/I aussi que de la culture en disette B_2 abandonnée le 24/I — je développe les cultures continuatives parallèles.

6/III. Les cultures B_1 et B_2 ont subi le changement du liquide cultural et du foin.

8/III. En expérience 6 vases:

3 vases avec les Paramaecies pris dans la culture B_1 et
3 vases avec les Paramaecies pris dans la culture B_2. — Solution saline NaCl à la concentration N/1200.

9/III. On n'observe pas de couples dans les vases.

10/III. Pas de couples.

Le 9/III. Les cultures B_1 et B_2 ont subi le changement du liquide cultural.

Le 12/III. En expérience 8 vases:

4 vases avec les Paramaecies pris dans la culture B_1 et
4 vases dans la culture B_2. Solution saline — comme avant.

13/III. Conjugaison dans tous les 4 vases — avec les Paramaecies pris dans la culture B_2. Les 4 vases de la culture B_1 n'ont point de couples.

14/III. On n'observe pas de couples — dans les vases provenants de la culture B_1.

La culture B_2 a approprié les Paramaecies à contracter l'union par l'effet d'une disette prolongée.

La culture B_1 après avoir traversée un période de riche nourriture sans changement du liquide est rendue incapable de fournir des couples.

15/III. Les Paramaecies de la culture B_2 ont subi la conjugaison dans une solution de $AlCl_3$ à la concentration de N/24000.

16/III. 100 cc de la culture B_2 avec les Infusoires q'ont subi la conjugaison — sont mis dans un cristallisatoir à la température du laboratoire sans y ajouter de foin.

17/III. La culture B_1 a subi le changement du foin et du liquide cultural.

19/III. En expérience 3 vases avec les Paramaecies pris dans la culture B_1. — Solution saline NaCl N/1200.

20/III. On n'observe pas de couples.



21/III. On n'observe pas de couples.

22/III. On n'observe pas de couples.

Le 30/III. La culture B_1 a subi le changement du foin et du liquide cultural.

3/IV. En expérience 5 vases. — Solution saline comme avant.

4/IV. On n'observe pas de couples.

5/IV. On n'observe pas de couples.

6/IV. On n'observe pas de couples.

Le 5/IV. La culture B_1 a subi le nouveau changement du foin et du liquide.

10/IV. En expérience 5 vases — de la culture B_1. — Solution saline NaCl à la concentration N/1200.

11/IV. On n'observe pas de couples.

12/IV. On n'observe pas de couples.

13/IV. On n'observe pas de couples.

Le 18/IV. La culture B_1 a subi du nouveau le changement du liquide et du foin.

21/IV. En expérience 5 vases. — Solution saline comme avant.

22/IV. On n'observe pas de couples.

23/IV. On n'observe pas de couples.

Le 25/IV. La culture B_1 a subi le changement du foin et du liquide cultural. En même temps de la culture B_2 abandonnée le 16/III je développe une culture continuative.

27/IV. Les cultures B_1 et B_2 ont subi le changement du liquide cultural et du foin.

29/IV. En expérience 8 vases:

4 vases avec les Paramaesies pris dans la culture B_1 et
4 vases de la culture B_2. — Solution saline NaCl à la concentration de N/1200.

30/IV. Conjugaison dans tous les vases de la culture B_2.

Dans les 4 vases de la culture B_1 on n'observe point de couples.

1/V. Dans les vases de la culture B_1 il n'y a pas de couples.

2/V. Il n'y a pas de couples.

Les cultures B_1 et B_2 sont abandonnées.

Ces expériences ont été faites parallélement avec les expériences de sels et suivant la méthode décrite je pouvais me procurer pendant 8 mois tous les jours des individus appropriés à la conjugaison.

Il résulte clairement des expériences citées que l'action de la disette prolongée est effective. Les Paramaecies dans une culture de disette conservent toujours la propriété de contracter l'union. Il

s'en suit en outre, que les Paramaecies peuvent se reconjuguer normalement toujours au bout de 5 ou 6 samaines.

Mais je ne veux pas dire, d'après ces expériences — que l'action prolongée de la riche nourriture fait perdre pour toujours aux Paramaecies la propriété de se conjuguer.

Je dirai même, que la culture B originaire après 10—11 mois de répos dans les conditions fixes de la riche nourriture m'a fourni — sous les conditions favorables — quelques rares couples, mais cela suffit pour affirmer que l'action prolongée de la riche nourriture ne fait pas perdre pour toujours aux Infusoires la propriété de contracter l'union.

Influence durable de ceux deux agents (la disette ou la riche nourriture) est telle qu'on peut avoir deux cultures continuatives, traitées de la même façon — dont une donne la conjugaison — l'autre non — suivant qu'elles dérivent respectivement d'une culture, qui a passé la disette — ou la riche nourriture.

Les variations dans la production de couples — dépendent de la quantité du foin employée.

Avec la méthode décrite plus haut on peut obtenir toujours les Paramaecies appropriés à la conjugaison — mais pour provoquer la conjugaison un autre agent en premier lieu doit intervenir, qui est la disette de l'action instantanée — ou plutôt un état de déséquilibre dans les conditions de nutrition par rapport à l'équilibre préexistant. L'action de la disette telle qu'elle était conçu par MAUPAS est réduite simplement comme je l'ai noté plus haut — au changement brusque des conditions de l'équilibre nutritif. Il est impossible de parler en termes absolument précis de la disette — parce qu'il est impossible de distinguer le passage subtil dans une culture très richement alimentée, de l'état de nourriture abondante à l'état de penurie des aliments — le moment considéré par MAUPAS comme decisif dans la production des épidémies de conjugaison.

Cette disette est une action instantanée provoquant la conjugaison — mais non pas une action productrice et elle constitue le second facteur nécessaire pour la production des épidémies de conjugaison chez *Paramaecium caudatum.*

En effet comme le démontrent les expériences, lorsque ce second facteur n'entre pas en jeu, quand les Paramaecies sont appropriés à contracter l'union — on peut les conserver dans cet état pendant un temps plus ou moins prolongé. Une fois les conditions changées dans une culture mère — on trouve les Paramaecies en conjugaison. La quantité de ces couples est très faible, lorsque n'entrent pas en

jeu les conditions qui favorisent considérablement la conjugaison — à savoir la température et les sels comme je le démontrerais dans la partie spéciale. Je veux maintenant indiquer seulement — que la conjugaison est favorisée par la température et que c'est seulement dans les limites bien determinées de celle-ci que la conjugaison peut s'accomplir. Ces limites sont de 9^0-29^0 C; — en dehors de ces limites — je n'ai jamais observé la formation de couples. C'est le troisième facteur nécessaire pour la production des épidémies de conjugaison de *Paramaecium caudatum.*

3. Comportement des Paramaecies.

a) La taille des Paramaecies.

Les Paramaecies de la culture A_1 qui ont subi la conjugaison — dans les conditions favorables au développement acquièrent la grandeur maximum de taille. Laissés dans cet état dans les conditions de disette prolongée pendant les 5—6 semaines où la multiplication est arrêtée, la grandeur de la taille des Paramaecies change de très peu. En effet en dérivant une culture continuative d'une culture où les Paramaecies sont appropriés à contracter l'union je trouve constamment des Paramaecies d'une grandeur variant entre 267,4 μ et 252,7 μ. — Les dimensions de gamètes ont été dans la moyenne partie des cas de 252,7 μ et 239,9 μ. Plusieurs fois même j'ai rencontré des gamètes de dimension de 260 μ de même qu'il n'était possible d'en-trouver les plus petites.

Dans les cultures B. C. D. — après le répos dans des conditions fixes de nourriture pendant 7—8 mois — j'ai observé des Paramaecies de diverse grandeur de taille.

Au contraire dans les cultures continuatives dérivant d'une des cultures A. B. et conduites pendant 2—3 mois la grandeur de Paramaecies est sensiblement identique et constante — malgré même la différence initiale de grandeur.

En effet la grandeur de Paramaecies dans des conditions incapables de fournir des couples variée dans mon élévage de 265,5 μ et 253,2 μ. Les différences comme on voit sont très faibles — par rapport à la grandeur de Paramaecies capables de contracter l'union.

La grandeur de la taille des Paramaecies dans les cultures C a variée de 204,5 μ à 235,9 μ et dans la culture D de 177,3 μ à 208,7 μ.

La grandeur des gamètes de cette dernière culture a variée entre 167,3 μ et 198,7 μ.

Les Paramaecies de la culture D m'ont fourni pendant un mois tous les jours la conjugaison à différentes reprises.

Je n'ai pas conduit les expériences avec les Paramaecies de la culture D si longtemps qu'avec la culture A_1 — mais en tous cas il est certain que cette culture comme la cnlture A_1 aurait fourni des couples pendant un temps très long, parceque les conditions de la disette prolongée avaient été remplies.

Les Paramaecies de la culture A_1 plus grands, que ceux de la grande race L_2 non conjugable de H. S. JENNINGS et C. T. HARGITT — m'ont fourni comme je l'ai dit ailleur des couples tous les jours pendant 8 mois.

Ces auteurs ne savaient pas encore quelles conditions il faut remplir pour approprier les Infusoires à la conjugaison.

Il est dommage — que les auteurs n'ajoutent pas à leur travail la technique employé pour produire la conjugaison dans les cultures. Il est évident que dans des conditions fixes de riche nourriture, la culture mère ne produira jamais de couples, comme l'a d'ailleurs constaté JENNINGS pendant 3 années d'observation.

Mais s'ils avaient dérivé une culture continuative d'une culture quelconque restée pendant longtemps improductive — ils auraient observé des couples après un temps plus ou moins court selon la quantité de nourriture préexistante dans la culture mère. Ainsi la question de la rareté des épidémies observées aurait été résolue. Au contraire en soumettant les individus d'une telle culture à une disette de 5—6 semaines — ils auraient approprié les Paramaecies à la conjugaison et observé la formation de couples si les 2 autres conditions étaient remplies.

Dans mon élévage du *Paramaecium caudatum*, comme je l'ai dit plus haut, toutes les cultures A. B. C. D. dérivent d'un seul individu — et après un temps de 10—12 mois suivant la quantité de nourriture je me suis trouvé en présence de Paramaecies de grandeur très différente, surtout pronocée dans les cultures A et D. La nourriture dans la culture D était sensiblement plus faible, que dans la culture A. Mais en dérivant une culture continuative de la culture D avec une riche nourritu.e, et abandonnant ainsi cette culture, six mois plus tard en dérivant de celle-ci une nouvelle culture continuative — avec une nourriture très abondante — je me suis trouvé en présence des Paramaecies d'une grandeur variante de 220,2 μ à 235,9 μ: — tandis que dans la culture originaire D les Paramaecies avaient une grandeur de taille variante entre 177,3 μ et 208,7 μ. Comme on le voit nous sommes déjà près de

la grandeur maxime de Paramaecies observé dans mon élévage et j'ai la conviction, quoique je n'ai pas de donnés expérimentales très abondantes que les diverses races de *Paramaecium caudatum* résultent sourtout de la richesse ou de la penurie des aliments et peuvent être produites artificiellement dans les conditions des expériences de laboratoire.

b) Macro- et micronucleus.

La position caractéristique du micronucleus — observé par JENNINGS et HARGITT pour la race L_2 — se vérifie dans mon élévage de Paramaecies de la culture A_1 et B_1 continuatives. La position de micronucleus en général est constante — dans une petite excavation de macronucleus entourée d'une couche de cytoplasme périnucléaire; mais il m'était facile de trouver le déplacement de celuilà. Le déplacement le plus commun vérifié dans mes expériences était dirigé vers la partie antérieure du corps près de la cytostome.

Le macronucleus, à un examen superficiel, présente des sillons colorables en rouge et ses fragments colorables en bleu intense. — Ces sillons sont distincts du cytoplasme et sont, parait-il, de même nature, que ceux qu'on observe chez les Stylonichies en général et peut-être d'une nature semblable au cytoplasme hyaline perinucléaire. Dans la majeure partie des cas — ils est impossible de distinguer s'il éxiste une continuité entre les diverses parties du corps de macronucleus divisé par les sillons cités.

Ces sillons ont été beaucoup plus fréquents chez les individus de la culture continuative A_1 par ex. que chez ceux de la culture avec la nourriture fixe A.

Les figures ci-dessous renseigneront amplement à ce sujet:

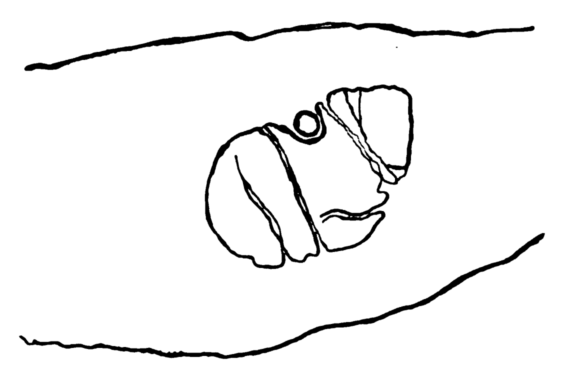


Fig. I. Macronucleus du Paramaecium de la culture A_1 continuative. (× env. 1000 d.)

Des fragmentations semblables de macronucleus de *Paramaecium caudatum* ont été observé par Mitrophanow et Petchenko. Mitrophanow croit, que ces fragmentations résultent d'un changement brusque de température. Dans mes expériences au contraire — les fragmentatios ont été observées toujours lorsque la nourriture était

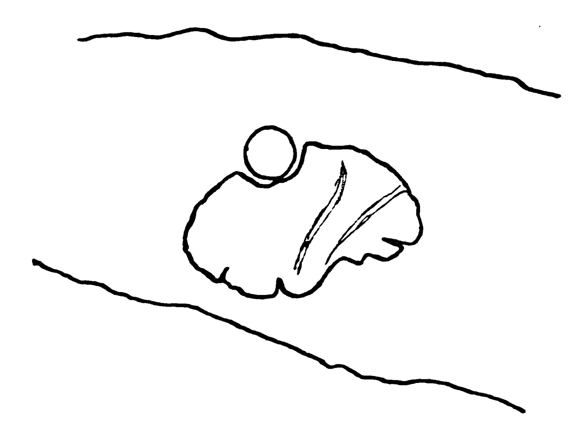


Fig. II. Macronucleus du Paramaecium de la culture A. (× env. 1000 d.)

abondante, et je crois qu'elles résultent surtout de l'état de riche nourriture. Avec une très faible quantité de nourriture je n'ai jamais observé de fragmentations semblables, même en changeant la température de la culture.

4. Condition de conjugaison de *Paramaecium caudatum*.

Comme conclusion nous pouvons dire que les Paramaecies que Jennings et Hargitt croyent appartenir à des races diverses, se conjugueront toujours, lorsque après avoir passé par un état de disette prolongée de 5—6 semaines, on remplira les autres conditions necessaires — à savoir — la disette comme agent de l'action instantanée, la température de 20—23° C et la composition du milieu (voir 2ème partie).

Ce qu'on dit être des races diverses de Paramaecium n'est que le résultat de la quantité de le nourriture.

II. Partie.

1. La composition saline de la culture mère.

J'avais eu au commencement des présentes recherches l'intention de recourir à une culture de Paramaecies — bien définie chimiquement — étant donné que dans chaque culture la composition saline, par la nature du foin, peut varier d'une manière plus ou moins accentuée. Mais vu qu'il nous importait avant tout de savoir — non pas la valeur absolue de l'action des divers sels — mais leur valeur relative et les différences de fonction de chacun d'eux en particulier — vu en outre la difficulté très grande pour trouver une culture semblable, je me suis arrêté à la culture continuative d'Enriques dans l'eau distillée alimentée par le foin maigre boulli dans l'eau distillée. On peut réduire d'une manière très grande cette variabilité de composition chimique de la culture mère — en se servant de foin de même qualité et principalement en même quantité. Dans ces conditions la variabilité est réduite de beaucoup, mais elle existe; — dans ce cas la différence de l'action des divers sels n'est pas très claire.

Par conséquence je me suis décidé d'employer une seule et même culture dans les expériences comparatives et expérimenter les divers sels simultanement. Dans ce cas evidement cette variabilité n'existe plus.

Au lieu d'eau potable je me suis servi toujours d'eau distillée.

2. Action de la composition saline du milieu, en général.

Les expériences de Enriques ont démontré déjà que l'action des sels est typique pour intensifier les épidémies de conjugaison chez les *Cryptochilum nigricans.*

Les premières expériences sur le *Paramaecium caudatum* — m'ont confirmé pleinement ces résultats.

Les conditions de l'expérience ont été expliquées dans la partie spéciale.

Or en transportant 5 cc de la culture mère avec 15 cc d'eau potable ou 15 cc d'eau distillée, j'obtiens des couples au quantité différente (Explication de tableau p. 350):

Tableau I.

Conditions	matin 9h	soir 3h	matin 9h
5 cc et 15 cc eau potab.	conjug.	conjug.	Absence de couples
5 „ „	8—9 c.	6—7 c.	
5 „ „	6—7 c.	conjug.	
5 „ H_2O	rien	rien	
5 „ „	2—3 c.	rien	
5 „ „	5—6 c.	3—4 c.	

Ces expériences ont été répétées nombre de fois à différentes réprises et toujours les résultats ont été identiques.

Il s'en suit clairement que c'est grace aux sels de l'eau potable ajoutés aux sels de la culture mère, et seulement à ces facteurs, qu'il faut attribuer la plus intense production des couples; les autres conditions etaient identiques.

Dans les expériences successives je voulais vérifier cela — en trouvant une solution telle que les sels de la culture soient reduits au point de ne pas favoriser la conjugaison.

Or l'expérience démontre — qu'il existe une dilution ou les Paramaecies sont incapables de contracter l'union.

En effet en prenant 1 cc de la culture mère et 20 cc d'eau distillée — je n'ai jamais observé la formation de couples. (Explicatiou des tableaux p. 350.)

Tableau II.

Conditions	Resultats		
	matin 9h	soir 3h	matin 9h
5 cc et 15 cc eau potable	5—6 c.	conjug.	Absence de couples
5 „ „	3—4	6 -7 c.	
5 „ „	8—9 c.	conjug.	
5 „ 15 H_2O	rien	2—3 c.	
5 „ „	3—4 c.	rieu	
5 „ „	rien	rien	
5 „ „	rien	rien	
1 „ 20 H_2O	rien	rien	
1 „ „	rien	rien	
1 „ „	rien	rien	

Ces expériences ont été répétées de très nombreuses fois et pendant toute la durée des présentes recherches je n'ai jamais observé la formation de couples dans ces conditions.

Mais ici on pourrait se demander si la quantité des Infusoires en expérience n'a pas une action décisive sur la production des couples. Or l'expérience démontre le contraire: en effet, je prends 1 cc de la culture mère avec les Infusoires, 4,5 cc de liquide cultural filtré et 15 cc de la solution saline NaCl N/1200 et la conjugaison 16 heures après a apparu dans les vases en expérience. Ces expériences ont été répétées plusieurs fois — et je crois qu'elles sont assez décisives pour pouvoir conclure que le nombre des individus n'a pas une influence sur la production des couples.

Dans les cas ou au lieu d'eau distillée je me suis servi d'eau potable bouilli — ce ne sont pas simplement les sels de l'eau potable qui favorisent la conjugaison, mais l'action combinée des sels du foin dissous et ceux de l'eau potable.

Les premières expériences avec les solutions salines ont eu pour but de démontrer — que l'action des sels est typique pour augmenter l'intensité de l'épidémie de conjugaison. En effet avec la solution de NaCl à diverses concentrations j'obtiens toujours des épidémies de conjugaison d'intensité très prononcée — tandis que dans l'eau distillée j'ai observé ou l'absence complète de couples ou leur très rare formation. (Explication des tableaux p. 350.)

Tableau III.

Conditions	Resultats
5 cc de la culture et 15 cc NaCl N/15	rien
5 „ „	„
5 „ „ N/60	2—3 c.
5 „ „	5—6 c.
5 „ „ N/600	+
5 „ „	++
5 „ „ N/1200	++++
5 „ „	+++
5 „ „ N/6000	++
5 „ „	+++
5 „ „ N/12 000	+
5 „ H_2O	3—4 c.
5 „ „	rien
1 „ et 20 cc H_2O	„
1 „ „	„

Par ex. avec une solution de $FeCl_3$ constamment j'avais aux concentrations les plus favorables les épidémies de conjugaison d'intensité de 75%—80%

La figure ci-dessous renseigne assez bien à ce sujet:

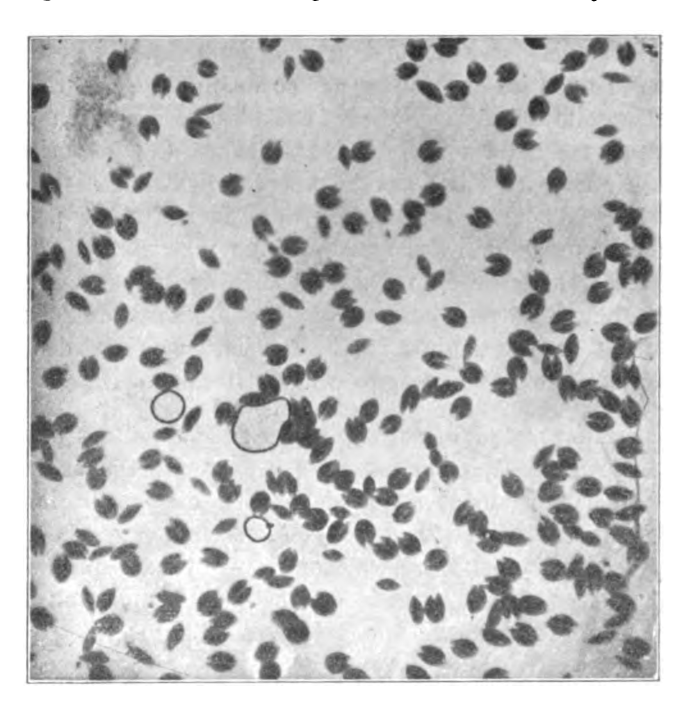


Fig. III. (× env. 15 d.)

Dans l'eau distillée en même temps le nombre de couples était insignifiant.

Très souvent en outre dans les expériences provisoires dans les solutions à la concentration de l'optimum j'observais la formation de couples déjà le lendemain de la mise en expérience tandis que dans les concentrations voisines je les observé seulement un jour après. Le même fait s'est vérifié souvent dans les expériences spéciales.

Un autre fait est apparu dans les expériences provisoires comme indique le tableau III — c'est la proprieté des concentrations elevées d'empêcher aux Paramaecies de contracter l'union.

Dans ces concentrations les Paramaecies se comportent très bien et leur multiplication est normale. Les concentrations plus faibles favorisent la conjugaison à un dégré minime et le nombre de couples augmente régulièrement jusqu'à un dégré de concentration bien determiné pour chaque sel. — A un certain dégré de diluition — l'intensité de l'épidémie commence à diminuer, pour être réduit à zéro ou à un nombre excessivement petit de couples dans l'eau distillée.

L'action des diverses concentrations sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison m'ont permis d'établir un optimum de concentration pour chaque sel.

Les experiences provisoires, comme toutes en général ont été faites à la température du thermostate de 20—23° C.

Très nombreux expériences ont démontré que les couples ne se forment pas, lorsque la température est inférieure à 9° ou supérieure à 29° C. Les plus intenses épidémies de conjugaison (dans les cas de concentration les plus favorables) ont été observés entre les limites de température variant de 20 à 23° C.

C'est la température optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum*.

Les premières couples se forment vers 10° C., mais ils sont encore en quantité minime, et suivant que la température est supérieure à 10° C le nombre de couples augmente; si la température dépasse le 25°, l'épidémie de conjugaison est à peu près de la même intensité — qu'à 23° C.

Dans ce cas presque toujours on observe la formation de couples même dans l'eau distillée.

Je passe directement à la description particuliere des expériences faites avec divers sels.

3. Action des sels.

L'ordre suivi ne correspond pas à la chronologie dés expériences.

Les huit premières expériences ont été faites à un moment différent de toutes les autres. A partir de celles avec KCl, les expériences ont été conduites continuellement sans interruption avec la culture continuative A_1 pendant 8 mois.

a) Composés halogénes de Na.

NaFl. (tab. IV.)

Ce sel malgré sa toxicité, est bien favorable à la conjugaison au dégré supérieure au NaCl. Les Infusoires ne supportent pas une concentration de N/120 de ce sel. Au contraire à la concentration de N/240 les Paramaecies se portent très bien et les individus à l'état de division y sont assez fréquents; mais dans cette concentration les Paramaecies sont incapables de contracter l'union. Les premières couples ont apparu à la concentration de N/600, en quantité faible (ne depassent pas une douzaine). Au contraire l'épidémie

de conjugaison est déjà bien développée dans une concentration de N/1200, mais on se trouve toujours encore en présence d'une quantité considérable d'individus libres. Dans les deux dernières concentrations on trouve une quantité d'individus à l'état de division beaucoup supérieure à celle de la concentration de N/240, et le nombre de ces divisions augmente au fur et à mesure que la concentration est plus favorable à la conjugaison — pour diminuer d'une manière assez brusque à la concentration de N/120 000 Et comme le nombre de ces divisions — aussi l'épidémie augmente régulièrement en intensité en approchant de la concentration N/6000 et diminue régulièrement au dessous de cette concentration.

On peut très facilement suivre ces différences de nombre des individus à l'état de division en général dans tous les cas de sels employés en observant les vases — quelques heures avant l'épidémie — et même très souvent lorsque l'épidémie commence à envahir la culture en expérience.

Les couples se sont formés dans mes expériences de préférence vers les derniers heures de la nuit — mais très souvent ont continué à augmenter même plus tard pendant la journée.

Aussi dans l'expérience faite avec NaFl — les couples régulièrement ont augmenté le soir pour disparaitre completement le lendemain. Cette disparition de couples est expliquée par la forte intensité de l'épidémie qu'on a observé dans les vases.

A la concentration de N/120 000 les couples ont déjà très fortement diminué et les individus libres sont en quantité bien prononcée. Une épidémie de même intensité a été observée à une concentration N/240 000.

Une fois seulement il m'est arrivé de trouver à cette concentration une épidémie d'intensité égale à celle de N/24 000. Dans les concentrations plus faibles j'ai observé une petite quantité de couples souvent pas plus d'une dizaine et les différences entre les concentrations N/600 000, N/1 200 000 et N/2 400 000 ont été souvent indecelables.

Les cas d'irrégularités obtenus en expérimentant avec ce sel peuvent se refaire en outre à la concentration N/4800 et N/24 000 aussi qu'a N/60 000 — où j'ai rencontré une fois une épidémie d'intensité égale à celle observé à N/6000. — A cette concentration toujours j'ai eu la majeure partie des individus accouplés — tandisque les concentrations voisines à celles-ci — sauf les cas cités — m'ont fourni une épidémie d'intensité inférieure — néanmoins l'épidémie y était très riche.

Dans l'eau distillée sur les quatres cas observés j'ai trouvé toujours quelques individus accouplés.

Dans les trois cas ce nombre n'a jamais dépassé 3—4 couples — une fois seulement ce nombre était supérieur — comme l'indique le tableau Nr. XXXII. Cette constatation ne change en rien la conception général de l'action du sel — pourvu que — comme je l'ai noté déjà plus haut lorsque les couples apparaissent dans l'eau distillée l'épidémie est plus intense dans une série de concentrations plus large que d'ordinaire — y compris l'optimum.

Vu la constance de l'action de la solution de NaFl à la concentration de N/6000 — je la considère comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

NaCl. (tab. V.)

Dans la première expérience — le deuxième jour de la mise en expérience — la conjugaison apparait très nettement seulement dans les concentrations relativement basses p. ex. N/1200, N/1800 et N/2400 — dans tout les autres cas — comme indique le tableau — on n'observe point de couples. Ce fait démontre encore une fois l'action favorable qu'ont les sels sur la conjugaison. A la concentration de N/7,5 les Paramaecies sont morts. Dans les solutions de N/15 et N/30 les Infusoire vivent bien et les divisions qu'on y observe sont assez fréquentes. Mais vraiment surprenante est le nombre des individus à l'état de division, qu'on observe au fur et à mesure de concentrations plus faibles et plus précisement jusqu'au N/6000. Ces divisions qu'on observe toujours — sauf quelques rares cas de sels très toxiques — comme $HgCl_2$, $NiCl_2$ lorsque les individus sont mises en jeûne ont été déjà observés par R. Hertwig, Enriques. Ces divisions sont beaucoup moins fréquents dans les dilutions forts par ex. N/12000 et sont toujours observables avant l'épidémie de conjugaison et en certaine manière — si les conditions initiales sont égales on peut prévoir la ou les concentrations les plus favorables à la conjugaison c. a. d. optimum de la concentration. Dans les premières expériences j'ai obtenu des épidémies de conjugaison — — d'intensité relativement faible et ici en premier lieu je dois accentuer l'influence très considérable de l'âge de la culture-mère et sa concentration. Lors des premières expériences il apparut très nettement que lorsque la culture est plus âgée — la dissolution de foin plus considérable et par conséquent la nourriture plus abondante — l'épidémie de conjugaison est plus intense et alors dans ces cas il est facile d'observer la formation de couples même dans l'eau

distillée. Au contraire — l'intensité est relativement plus faible lorsque la culture est jeune. Dans mes expériences j'ai eu les meilleures cultures à la 3—5 journée en moyenne. Dans la majeure partie de ces cas on n'observe pas de couples dans l'eau distillée et l'expérience est excessivement régulière au point de vue de l'action des sels. — Il faut donc tenir très exactement compte de l'âge de la culture et le surveiller très précisement dans toutes les expériences. Dans ce cas — outre la condition constante de quantité de foin et par conséquent la constance approximative de la concentration de la culture et la constance du nombre des individus — on a des resultats comparables entre eux.

On peut s'assurer de la constance de la concentration — comme je l'ai fait au moyen de l'appareil de Beckman. Dans mes expériences — les valeurs ont oscillé dans les cultures conduites de la manière décrite plus haut — au maximum de 0,01°. Dans le plus grand nombre des cas les différences ont été impossibles à deceler.

Une autre condition de première importance est la température, et je puis affirmer qu'une différence de 4—5° C au dessous de la température optimum à une action très évidente sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison.

La température non seulement à une influence sur l'intensité de l'épidémie — mais aussi sur le temps de sa production — ainsi que ce qui est d'ailleurs bien connu depuis de recherches de Maupas sur la durée de l'épidémie.

Les observations constantes m'ont permis de constater que la conjugaison se produit seulement dans les limites de température bien determinée de 9° à 29° C. En effet je n'ai jamais observé la formation de couples en dehors de ces deux températures.

Les premières couples, que j'ai observé, ont apparu à la température de 10° et il y a tout lieu de supposer qu'à chaque élévation de température de 2° C jusqu'au optimum on obtient de couples en quantité majeure.

Donc NaCl en question. — A la concentration de N/7,5 les Paramaecies sont morts. Il faut tenir bien compte de l'état normal des Infusoires, parceque dans les états pathologiques les Paramaecies ne supportent pas même une concentration de N/30. Dans les concentrations de N/15 et N/30 Paramaecies vivent très bien — et les individus à l'état de division y sont assez fréquents.

Les premiers couples apparaissent à une concentration de N/60 — mais ils sont encore en quantité très faible — souvent ne dépassent pas 8—10.

Le soir de la même journée apparaissent les premiers couples — à la concentration de N/240 et inférieurement jusqu'à N/2400, mais ces couples sont encore très rares — c'est seulement le lendemain que l'épidémie de conjugaison apparait bien visible. Dans les concentrations de N/15 et N/30 ne se forment point de couples et les Paramaecies y vivent très bien en se multipliant normalement.

Dans une concentration de N/120 les Paramaecies sont déja en épidémie de conjugaison et on peut affirmer qu'à cette concentration le NaCl est déjà bien favorable à la conjugaison.

Dans mes expériences ce nombre de couples augmente brusquement à une concentration N/600.

Quoique à la concentration de N/600 l'épidémie de conjugaison est déjà assez prononcée — on trouve pourtant beaucoup d'individus à l'état libre; — à la concentration N/1200 j'ai eu la majeure partie d'individus accouplés. J'ai observé l'épidémie de conjugaison de même intensité à la concentration N/1800 mais ici il m'est arrivé plusieurs fois de rencontrer des épidémies d'intensité moindre. A N/2400 — on trouve plus souvent des Paramaecies libres et l'intensité de l'épidémie diminue progressivement en approchant à N/6000. Pendant le cours des présentes recherches j'ai pourtant rencontré des cas d'épidémie très forte même à la concentration de N/6000. Ce fait est dû, je suppose, à l'élévation de la température.

A la concentration de N/12000 — souvent on se trouve en présence d'une assez forte épidémie de conjugaison, mais un examen plus attentif démontre, que la quantité des individus à l'état libre est supérieure à celle de N/6000. — Une mode de vérification de l'intensité de l'épidémie est le suivant. En règle générale il faut dire, que les individus transportés du thermostate à la température du laboratoire — les individus accouplés — se groupent en amas blancs souvent sur le pourtour du vase ou tout près; on trouve alors dans les concentrations les plus favorables de vrais amas d'individus accouplés. Or, en transportant avec une pipette une goutte de cet amas on trouve difficilement les individus libres, tandis qu'on en observe beaucoup lorsqu'on examine une goutte prise dans les dilutions ou concentrations fortes. Très souvent — il est impossible de distinguer les differences entre les concentrations les plus faibles comme N/12000, N/24000 et même N/60000, — ce cas pourtant est très rare. — Mais les différences sont excessivement claires déjà à la concentration N/120000 où généralement on trouve peu de couples. En outre il y a lieu d'observer que les différences dans les vases contenant une solution de la même concentration sont excessivement



rares et de nature secondaire — et en règle générale on observe une concordance parfaite.

L'épidémie de conjugaison a duré en moyenne 28 heures, mais il n'est pas difficile de se trouver encore à la troisième journée en présence de couples. Ce fut precisement le cas avec NaCl dans la première expérience où en effet j'ai trouvé encoré une quantité notable de couples à des concentrations N/1200, N/1800 et N/2400.

Au contraire dans la 3 ième expérience — à la 3 ième journée je n'avais plus observé de couples.

Étant donné la constance de l'effet de la concentration N/1200 — vérifie non seulement dans l'expérience spéciale — mais les nombreux autres fois il faut considerer cette concentration de NaCl comme optimum pour la conjugaison.

NaBr. (tab. VI.)

Ce sel est beaucoup moins favorable à la conjugaison — que NaCl. La conjugaison apparait le 2 ième jour bien normalement — mais le nombre des couples est très bas. A la concentration N/7,5 les Paramaecies sont morts. A la concentration N/15 les Paramaecies sont incapables de se conjuguer. Cette concentration pourtant est très favorable aux développement de Paramaecies. Au contraire à une concentration de N/30 plusieurs fois j'ai trouvé des couples — mais le nombre de ceux-ci n'a jamais depassé 6 couples. Plusieurs autres fois à cette concentration les Paramaecies ont été incapables de contracter l'union. Les premiers couples constants apparaissent — comme pour le NaCl à N/60. — Et à cette concentration on se trouve déjà en présence d'assez fréquentes divisions — divisions plus nombreuses que celles de la concentration N/30 et N/15.

On rencontre à N/120 une différence bien prononcée dans la quantité des couples et le nombre des couples augmente progressivement jusqu'à N/1200 — Mais tandis que avec NaCl à cette concentration je me suis trouvé déjà en présence d'une bien riche épidémie de conjugaison — avec ce sel au contraire on obtient des épidémies beaucoup moins intenses. A la concentration N/2400 l'épidémie est déjà sensiblement inférieure et descende bien évidemment à une concentration de N/12000. Les différences entre N/12000 et N/24000 ne sont pas possibles à distinguer. De même il est impossible à distinguer les différences entre N/60000 et N/120000; à cette concentration on se trouve déjà en présence d'une quantité minime de couples.

Dans l'eau distillée sur 6 cas — j'ai trouvé deux fois seulement

des couples, mais leur nombre n'a jamais depassé 5. Entre les autres irrégularités — je dois citer un cas à une concentration de N/600 où j'avais eu 7—8 couples — cas, qui n'est jamais arrivé avec NaCl et le cas d'une épidémie plutôt prononcée arrivé dans les concentrations de N/6000 et N/12000 — l'épidémie d'intensité inférieure pourtant à celle observé à la concentration de N/1200. Cette différence en intensité de l'épidémie de conjugaison observée dans le NaBr est surtout évidente dans la concentration N/1200 — tandis qu'elle s'efface au fur et à mesure qu'on s'éloigne de cette concentration.

Les divisions que j'ai rencontrées en expérimentant ce sel sont beaucoup moins nombreuses que celles observées dans la NaCl. Les caractères des différences entre ces sels seront mieux mis en évidence — dans les expériences comparatives et je reviendrais à ce sujet précisement en décrivant ces expériences.

Je considère la concentration de N/1200 comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum*.

NaI. (tab. VII.)

J'ai obtenu de très faibles épidémies de conjugaison en expérimentant ce sel. Les conditions préexistantes de la culture-mère — on peut l'affirmer ne differaient point de celles — observées dans les cas des autres composés halogènes de Na. — Une fois seulement je suis arrivé à augmenter l'intensité de l'épidémie, mais très faiblement. Les différences dans la quantité de couples — dans le cas NaI par rapport au NaCl ont été si frappantes que j'ai été obligé de répéter six fois les mêmes expériences — mais en vain, la quantité des couples — si elle a augmenté n'a augmenté que de très peu. Dans les 2 premières expériences il était même impossible de distinguer précisement les concentrations les plus favorables pour la conjugaison — aux extrêmes j'ai observé l'absence complète de couples. Dans la 3ième expérience seulement la quantité des couples a augmenté — et il était possible de voir les concentrations les plus favorables à savoir N/1200—N/4800. Dans toutes les autres concentrations les valeurs obtenus ont oscillé sans ordre entre 2—8 couples. Dans l'eau distillée dans quelques cas il y avait des couples. Les autres expériences ont confirmé les résultats obtenus avec les 3 premières.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/7,5. Au contraire à N/15 ils vivent déjà bien, mais il est rare d'y trouver les individus à l'état de division. Au contraire à une concen-

tration de N/30 — on observe un peu d'individus à l'état de divisions; dans l'un comme dans l'autre cas les Paramaecies sont incapables de contracter l'union. A la concentration N/60 une seule fois j'ai rencontré 1—2 couples.

Les premiers couples apparaissent à N/120 — dans la majeure partie de cas le nombre de ceux-ci n'a pas depassé 4. Ce nombre en règle générale se maintient jusqu'à la concentration N/600 — A cette concentration — on se trouve déjà en présence d'une quantité plus grande de couples, mais ce nombre dans mes expériences n a pas depassé le 15. Un peu irrégulièrement l'épidémie s'éleve à la concentratien de N/1200 puis descend vers N/4800 et se maintient jusqu'à la concentration de N/6000 sans les différences prononcées; elle descend très peu sensiblement vers N/60000 où je me suis trouvé en présence de 6 ou 7 couples.

Les différences dans les concentrations les plus faibles — ne sont point visibles. Le nombre de couples dans celles-ci se maintient presque égal et pas supérieur à 8—9 couples.

Les Paramaecies vivent bien dans une solution de NaI — pourtant les divisions si caractéristiques de l'optimum des autres sels favorables à la conjugaison y sont moins accentuées.

La concentration qui m'a fourni toujours une quantité de couples supérieure aux autres concentrations est N/1200 et je considère cette concentration comme optimum relative de NaI. Je dis relative — puisque la faible quantité constante de couples que NaI peut produire — m'induit à considérer ce sel comme non favorable à la conjugaison. Les résultats obtenus avec NaI ont été pleinement confirmés dans la série des expériences comparatives faites contemporainement — d'ou d'une manière très évidente — il résulte que le NaI ne favorise pas la conjugaison.

Dans le tableau ajouté je cite seulement les 3 expériences — des plus concordantes — les autres ont présenté dans la majeure partie des cas ou absence complète de couples ou quelques rares même dans les concentrations optimum.

Expériences comparatives de NaFl — NaCl — NaBr et NaI.
(tab. VIII.)

J'entrepris ces expériences afin de vérifier les expériences faites à diverses époques — avec chacun de ces sels en particulier — ainsi que pour obtenir les résultats plus nets en se servant d'une seule et même culture mère. Or les résultats obtenus confirment

parfaitement ceux obtenus en expérimentant chaque sel en particulier.

Les couples ont apparus le 2ième jour après la mise en expérience en grande quantité avec les sels les plus favorables à la conjugaison. Dès concentrations les plus élevées de NaCl, NaBr et NaI comme N/60 et N/120, il apparait très nettement — que ce trois composés halogènes sont favorables d'un dégré différent à la conjugaison — le NaCl plus que NaBr et NaI. Ces différences sont nulles encore à la concentration auxquelles les Paramaecies sont empêchés de se conjuguer — sont encore très peu prononcées à N/60, comme l'indique le tableau.

A la concentration de N/120 ces différences sont déjà très bien prononcées et tandis que le NaCl à N/120 présente une épidémie assez riche de conjugaison — le NaBr à la même concentration, présente une épidémie beaucoup moins prononcée — et dans le NaI on observe plusieurs couples seulement — dont le nombre n'a pas depassé sans doute le chiffre de 12 comme l'indique le tableau.

Ces différences se sont conservées parfaitement bien pendant toute la durée de cette expérience.

A la concentration de N/1200 qu'est optimum pour les NaCl — NaBr et relativement pour NaI — mais non pas pour NaFl — le NaFl présente une riche épidémie de conjugaison d'intensité égale à celle observée avec NaCl à N/6000 et NaBr à la même concentration des ions.

Dans ces solutions isotoniques de NaCl, NaBr et NaI on observe des différences excessivement bien prononcées.

Et tandis que le NaCl présente une épidémie de conjugaison très riche — le NaBr sensiblement inférieure — et NaI, dans la majeure partie de cas, réduit l'épidémie à une 15—18 couples.

C'est un caractère constant de l'action de la solution de NaI. Dans une expérience faite à part avec les optimum de ces sels (tableau VIII a) nous observons la même classement des composés halogènes. Mais tandis que la solution de N/1200 de NaFl présente une épidémie égale à celle de N/6000 de NaCl — on observe tout autre chose à N/6000 — qui est optimum de la concentration de NaFl — ici on observe une épidémie d'intensité égale à NaCl N/1200 — même comme indique le Nr. 9 1° exp. et 10 2° exp. ces épidémies deux fois ont été supérieures à celles de NaCl.

Et puis à N/12 000 NaFl favorise les épidémies à un dégré supérieur à NaCl — le NaCl supérieur à NaBr et surtout à NaI. Ces différences ont été très claires — en effet le NaI dans ces

expériences à la concentration de N/12000 m'a fourni une minime quantité de couples — dont le nombre dans la majeure partie des cas n'a pas depassé le chiffre de 8.

Même à N/120000 le NaFl favorise beaucoup mieux la conjugaison que NaCl à la même concentration; en effet avec ce dernier sel les épidémies observées la plupart des cas n'ont pas donné plus de 15—18 couples.

Les conjugaisons observées avec NaBr à la même concentration sont réduites déjà dans la plupart des cas à 6—8 couples.

Dans les dilutions si prononcées l'action différente surtout de NaBr et NaI n'est pas très bien nette; le nombre de couples avec NaI a été réduit au minimum.

Dans l'eau distillée les couples ont apparu — comme l'indique le tableau. Les autres irrégularités sont indiquées par les tableaux.

De toutes les expériences avec les composés halogènes de Na il résulte que ces composés en solutions isotoniques ont une action d'autant plus favorable sur la conjugaison de Paramaecium, que leur poids moleculaire est moins élevée.

b. Autres composés de Na.

$NaNo_3$. (tab. IX.)

Ce sel est excessivement favorable à la conjugaison.

A la concentration N/7,5 les Paramaecies sont morts. A partir de la concentration N/15 jusqu'à la concentration N/30 on peut conserver les Paramaecies sans conjugaison. A cette concentration les Paramaecies se portent très bien et les individus à l'état de division, y sont assez fréquentes. Le nombre des individus à l'état de division augmente avec la dilution.

Les premiers couples observés apparaissent vers la concentration N/60 — mais ces couples sont encore en quantité minime. Ils augmentent progressivement jusqu'à la concentration de N/1200, — où j'ai trouvé la plupart des cas en présence d'une épidémie excessivement riche. Ici pour la première fois j'ai eu l'occasion d'observer l'union de 3 individus à l'état de conjugaison. C'est un des caractères constants, on peut l'affirmer, des épidémie de conjugaison d'intensité majeure. J'ai observé de semblables conjugaisons avec beaucoup d'autres sels et seulement aux concentration les plus favorables à la conjugaison. Dans ces concentrations il est très facile d'observer des nombreuses conjugaisons triples, surtout lorsque l'épidémie est à son maximum et sans doute sous l'action d'autres conditions — dont l'explication demande des recherches nouvelles,

j'ai observé 4 individus unis et même il m'est arrivé plusieurs fois avec $AlCl_3$ d'observer 2 groupes de 3 individus se réunir. Plusieurs de ces réunions sont d'une durée très courtes — les autres, au contraire, persistent.

J'ai rencontré à la concentration de N/2400 une épidémie de conjugaison d'intensité égale à celle observé à la concentration de N/1200, mais dans la plupart des cas la concentration de N/2400 m'a donné des l'épidémies d'intensité mineure. L'épidémie de conjugaison commence à montrer une intensité un peu inférieur à la concentration de N/12000 et comme telle elle se maintient jusqu'à la concentration N/60000 — pour diminuer d'une manière plus sensible à la concentration N/120000. A la concentration de N/240000 dans la plupart des cas j'ai trouvé des épidémies d'intensité semblable à celle de N/120000.

Au contraire à la concentration de N/600000 on se trouve déjà en présence d'une faible quantité de couples.

Dans l'eau distillée dans cette expérience sur 6 cas — trois fois j'ai rencontré des couples — dans un desquelles je dois l'avouer le nombre a été considérable.

La concentration — N/1200 m'a fourni constamment des épidémies d'intensité supérieure aux autres concentrations et je la considère comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum*.

Na_2Co_3. (tab. X.)

Ce sel est aussi excessivement favorable à la conjugaison — même à des concentrations relativement très basses — comme il résulte du tableau.

La conjugaison a apparu normalement le 2ième journée et a été immediatement d'une intensité très grande et s'est maintenu sans la diminuition sensible le soir — pour disparaître completement le jour après.

A N/300 les Paramaecies sont morts. La première concentration tolerable par les Paramaecies dans mes expériences est N/600 — où on observe une multiplication normale quelques heures après la mise en expérience. — A cette concentration on peut conserver les Paramaecies à l'état normal et les empêcher de se conjuguer. Les premiers couples apparaissent à N/900. Le nombre devient brusquement incalculable à la concentration N/1800 pour augmenter d'une manière régulière — en approchant la concentration N/6000 —

comme tel dans la première expérience il se maintient jusqu'à une concentration de N/36 000.

Dans les expériences successives les actions de divers concentrations étaient devenues beaucoup plus claires. Les épidémies augmentaient régulièrement jusqu'à la concentration N/36 000 — plus accentué entre le N/18 000 et N/36 000. La troisième expérience seulement m'a permis de fixer — que les concentrations les plus favorables oscillent entre N/24 000—N/36 000 (Nr. 16—19), sans pouvoir déterminer plus exactement cette concentration. A partir de la concentration N/60 000 l'épidémie commence à diminuer d'intensité et présente déjà des différences prononcées par rapport aux concentrations des plus favorables. L'intensité de l'épidémie se maintient égale entre les concentrations N/96 000 et N/180 000.

Très faiblement inférieure est cette épidémie à la concentration N/240 000 et elle présente déjà les différences assez plus prononcées aux N/360 000 et N/600 000, mais ici encore — il est suprenant — qu'à une dilution aussi prononcée le Na_2Co_3 à une action favorable sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison. Il y a plus: dans l'expérience avec l'eau distillée — sur six cas dans 2 il y avait une 12 (Nr. 33 1° exp. — 34 2° exp.) de couples et ce nombre est brusquement descendu après midi à 3—4 couples. Dans 2 autres cas j'ai observé 4—5 couples — mais après midi la culture était depourvu de couples. Dans 2 autres cas j'ai noté l'absence complète de couples.

Je considère comme optimum de la concentration de Na_2CO_3 pour la conjugaison les concentrations comprises entre N/24000—N/36000 — étant donne qu'entre ces deux concentrations j'ai eu une épidémie d'intensité supérieure à celle des autres concentrations.

Na_2SO_4. (tab. XI.)

Ce sel favorise la conjugaison semble-t-il d'un degré un peu supérieure de NaCl. La conjugaison est apparue le deuxième jour normalement.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/7,5. — Au contraire à la concentration N/15 on observe déjà quelques individus à l'état de division, mais à cette concentration les Paramaecies sont incapables de conctracter l'union. De même à la concentration N/30 les Paramaecies présentent un aspect tout-à-fait normal et les individus à l'état de division y sont assez fréquents. Le nombre des individus en division augmente très régulièrement jusqu'à N/600 puis d'une manière plutôt brusque s'élève à N/1200 et arrive

au maximum entre les concentrations de N/4800—N/24000 — puis ce nombre descend et dans l'eau distillée on observe des rares individus à l'état de division. Les premiers couples apparaissent à N/60 où ils sont encore au minimum. D'une manière plutôt brusque ce nombre augmente vers N/360 et on peut affirmer — qu'à cette concentration le Na_2SO_4 est bien favorable à la conjugaison. L'épidémie de conjugaison augmente legèrement à la concentration de N/600 — et jusqu'à N/3600. A la concentration de N/6000 l'épidémie de conjugaison est à son maximum (No. 15—16). A N/18000 l'intensité de l'épidémie est déjà dans la plupart des cas inférieure à celle obtenue à la concentration de N/6000, pourtant dans quelques cas j'ai observé une épidémie de même intensité qu'avec N/6000 (Nr. 18). Même à une concentration de N/60000 je me suis trouvé une fois en présence d'une épidémie d'intensité égale à celle — observée à N/6000 (No. 19) néanmoins dans la majeure partie des cas — à cette concentration j'ai eu une épidémie de conjugaison moins intense. A N/120000 l'intensité de l'épidémie diminue déjà d'une manière assez sensible — pour être réduit à quelques rares couples à N/360000. De même j'ai observé quelques couples dans la majeure partie des cas à une concentration de N/600000.

Dans l'eau distillée deux fois quelques rares couples ont apparus le matin — pour disparaître le soir. Dans un autre cas j'ai observé une 12—15 de couples. L'épidémie de conjugaison a disparu à la 2 ième journée.

Les actions de la concentration N/6000 de Na_2SO_4 me permettent de la considérer comme optimum de ce sel pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

Na_3PO_4. (tab. XII.)

Ce sel est aussi très favorable à la conjugaison. La conjugaison apparait normalement le 2ième jour et se maintient en diminuant dans la 3ième journée — pour disparaître à la 4ième journée après la mise en expérience. Dans ces expériences je me suis trouvé en présence de couples — rares c'est vrai — d'un aspect tout-à-fait particulier anormaux. Ces couples sont apparus seulement la 3ième journée — après une riche épidémie de conjugaison dans les concentrations de N/1200 — N/9600 et seulement dans ces concentrations. J'ai appelé ces couples — les couples forcés. J'ai observé de semblables figures de conjugaison avec les $FeCl_3$, $NiCl_2$ etc. et ces figures apparaissaient toujours plus tard — après une riche épidémie de conjugaison.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de Na_3PO_4 N/30. Au contraire à une concentration de N/60 ils vivent déjà très bien — on y distingue très souvent des individus à l'état de division — et le nombre des individus à l'état de division augmente en s'approchant de N/9600 puis régulièrement descend pour être au minimum dans l'eau distillée. A la concentration N/120 — dans la plupart des cas les Paramaecies ont été incapables de contracter l'union. Deux fois pourtant j'ai observé 3—4 couples. Les premiers couples constants apparaissent seulement à N/240 — ces couples encore très rares ont augmenté plutôt d'une manière brusque à la concentration de N/600 pour aller en croissant jusqu'à N/2400 où je me suis trouvé en présence d'une épidémie très riche — supérieure à celle obtenue avec NaCl à la concentration N/1200.

A la concentration N/9600 on se trouve encore en présence d'une épidémie de conjugaison assez prononcée. L'épidémie diminue d'intensité au fur et à mesure, qu'on s'approche des dilutions plus fortes et notamment au N/480000 — N/960000 où j'ai été en présence d'une très faible quantité de couples. Il m'a été impossible de distinguer des différences entre ces 2 concentrations. Parmi les autres irrégularités je dois citer le cas d'une épidémie de conjugaison plutôt bien prononcée à une concentration de N/120000. Ce fait se rencontre assez souvent. Seul l'examen attentif de plusieurs cas et la fréquence des expériences permettent d'établir ces différences si non avec certitude — au moins avec une grande approximation. Et des cas semblables se rencontrent d'autant plus souvent — qu'on expérimente les sels de poids moléculaire plus élevé. Dans l'eau distillée — sur 6 cas j'ai eu des couples dans les 4 vases. — Dans trois de ceux-ci le nombre des couples n'était pas supérieur à 3—5; une fois seulement il fut de 12 couples.

Vu la constance de l'effet de Na_3PO_4 à une concentration de N/2400 — je considère cette concentration comme optimum pour la conjugaison des Paramaecies.

Expériences comparatives des composés de Na. (tab. XIII.)

Dans cette série d'expériences j'ai répété en outre les expériences avec les halogènes. Les mêmes résultats que précédemment se sont vérifiés pour ces composés. Les autres composés de Na se sont montrés — d'une diversité de l'action bien prononcée sur la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

En comparant les sels de formules chimiques différentes, je me

suis servi de solutions isotoniques, preparées en supposant les sels entièrement dissociés.

Comme précédemment — je dois me borner à la simple constatation de faits — sans pouvoir en donner explication précise. En règle générale il est difficile et même impossible de soumettre à une loi déterminée les faits conclus des expériences faites avec des composés de Na — ainsi qu'avec ceux de divers métaux — parce qu'on n'observe pas les relations même éloignées — de l'intensité de la conjugaison avec le poids moléculaire ou la densité de divers composés. Un seul fait que d'une certaine manière on pourrait conclure est que la conjugaison est favorisée par une certaine alcalinité du milieu.

Dans les expériences en question les couples sont apparus en plein developpement normalement la 2ième journée après la mise en expérience. Pour la brièveté de la description je ne répéterai pas les résultats obtenus avec les halogènes — ils sont clairement montrés dans le tableau.

Dans les solutions de $NaNO_3$ à la concentration N/120 l'épidémie de conjugaison est supérieure à celle obtenue dans la solution isotonique de NaCl. Le Na_2SO_4 dans la solution de N/180 isotonique avec le NaCl favorise la conjugaison au même degré — aussi que le Na_3PO_4 dans la solution isotonique de N/240. Donc dès concentration les plus élevées de divers radicaux acides des composés de Na — apparait nettement le degré supérieur de favorabilité de $NaNO_3$ de tous les autres radicaux acides.

A la concentration de N/1200 de $NaNO_3$ l'épidémie de conjugaison est presque entière — tandis que — elle est inférieure dans NaCl à la même concentration et évidement de beaucoup plus inférieure dans les NaBr et NaI.

Le Na_2SO_4 à N/1800 favorise la conjugaison au même degré que Na_2Co_3 à la même concentration des ions et le NaCl à la concentration de N/2400.

Au contraire la solution de N/2400 le Na_3PO_4 se montre supérieur au point de vue de l'intensité de conjugaison aux solutions isotoniques de Na_2CO_3 et Na_2SO_4 et est égal aux épidémies de conjugaison produite par la solution de $NaNO_3$ à la concentration de N/2400.

Le NaFl à la concentration de N/1200 comme du reste je l'ai noté dans les expériences faites avec les halogènes — favorise la conjugaison à peu près au même degré que le NaCl à la concentration de N/2400 et NaBr à la concentration de N/1200.

De même la solution de $NaNO_3$ à N/2400 favorise la conjugaison à un degré sensiblement supérieur de NaCl à la même concentration des ions et même de N/1200 qui est optimum pour le NaCl.

Le Na_2SO_4 à la concentration de N/3600 favorise la conjugaison au même degré que le NaCl à N/1200 et le Na_2CO_3 à la concentration de N/9000.

Au contraire la solution de Na_2CO_3 excessivement alcaline même à la concentration de N/3600 — isotonique au NaCl N/2400 et $NaNO_3$ à la même concentration des ions — favorise la conjugaison à un degré supérieur de NaCl à la concentration de N/2400 et la favorise au même dégré que le $NaNO_3$ à la concentration de N/6000.

La favorisation de la conjugaison par le Na_2CO_3 est d'autant plus frappante qu'on approche au optimum qui est de N/24 000 — au N/36 000.

Les solutions à la concentration de N/6000 pour les composés biioniques sont déjà moins favorables à la conjugaison (sauf le NaFl et le $NaNO_3$) tandis que les composés tri- ou tétraioniques dans les solutions isotoniques sont à leur optimum ou tout près de celui-ci.

En effet le NaCl à cette concentration quoique favorise encore bien la conjugaison, néanmoins au degré sensiblement inferieur de la solution de N/1200 de ce chlorure, et a peu près au même degré que les solutions de $NaNO_3$ à la concentration de N/120.

Les différences de l'effet entre des NaCl et NaBr à cette concentration ne sont plus visibles.

Le NaFl à N/6000, comme nous le savons déjà, est à son optimum et favorise la conjugaison à un degré supérieur de NaCl à N/1200 — inférieur pourtant de $NaNO_3$ à N/1200.

Les épidémies produites par la solution de N/6000 de $NaNO_3$ sont égales à peu près au celles observées dans le NaFl à N/12 000 ou dans le Na_2CO_3 à N/3600.

Le Na_2SO_4 à N/6000 favorise la conjugaison à son maximum. Les différences des optimums de divers radicaux seront mieux mises en évidence dans les expériences á part.

La solution de Na_2CO_3 de N/9000 isotonique au NaCl N/6000 favorise la conjugaison au même degré que la solution de N/3600 de Na_2SO_4.

Au contraire le Na_3PO_4 à N/12 000 est beaucoup plus favorable à la conjugaison — que la solution isotonique de NaCl. Optimum de Na_3PO_4 est de N/2400.

Le Na_2CO_3 dans les solutions plus diluées comme N/24000 et

N/36000 présentent une épidémie au maximum de developpement — épidémie égale d'intensité à celle observée dans $NaNO_3$ à N/1200.

La solution de N/60000 de Na_2CO_3 est capable encore de produire des épidémies de conjugaison égales au Na_2SO_4 à la concentration de N/12000.

Des expériences faites sur des optimum de composes de Na il s'en suit clairement — que les divers radicaux sont susceptibles de produire les mêmes effets sur la conjugaison.

En effet — comme l'indique le tableau XIII a j'ai rencontré la plus grande épidémie de conjugaison dans $NaNO_3$ à la concentration de N/1200 (Nr. 9—10) aussi que dans la Na_2CO_3 (Nr. 11—12) à la concentration de N/24000 ou N/36000.

J'ai obtenu des épidémies d'intensité un peu inférieure avec les solutions de N/2400 de Na_3PO_4 (Nr. 15—16) et N/6000 de Na_2SO_4 (Nr. 13—14).

Le NaFl à la concentration de N/6000 favorise la conjugaison dans la majeure partie des cas au même degré que le Na_2SO_4 à la concentration de N/6000.

Très favorable encore à la conjugaison est la solution de NaCl à la concentration de N/1200 et même plus diluée.

Le NaBr et enfin le NaI le sont beaucoup moins.

Pour rendre plus claires ces considérations on pourrait tracer un schema de degré de la favorisation de divers radicaux acides des composés de Na.

Les composés de Na favorisent la conjugaison dans les concentrations optimum au degré indiqué les signes:

++++++	++++(+)	++++	+++	+
$NaNO_3$ N/1200 Na_2CO_3 N/24000 „ N/36000	Na_2SO_4 N/6000 Na_3PO_4 N/2400 NaFl N/6000	NaCl N/1200	NaBr N/1200	NaI N/1200

c) Les chlorures de métaux monovalents.

LiCl. (tab. XIV.)

Ce sel, très favorable à la conjugaison m'a fourni toujours dans les concentrations les plus favorables des épidémies de conjugaison très intenses. Il me sera impossible de me prononcer — lequel de NaCl et LiCl est plus favorable à la conjugaison dans les limites de l'optimum.

Dans la solution de LiCl à la concentration de N/7,5 les Paramaecies sont morts. Les concentrations auxquelles les Paramaecies ne sont pas capables de se conjuguer — sont de N/15 à N/30.

La plupart des cas à la concentration de N/60 je n'avais pas observé la formation de couples.

Dans ces concentrations favorables au developpement du *P. caudatum* — d'autant plus favorables qu'on approche de N/60 — on observe des fréquents individus à l'état de division — d'autant plus nombreux aussi qu'on s'approche de N/60 où je me suis trouvé toujours en présence d'une grande quantité d'individus à l'état de division. Ce nombre va en augmentant jusqu'à la concentration N/1200 — et se maintient presque constant jusqu'à N/6000, puis descend régulièrement vers N/12 000 pour être réduit au minimum à N/240 000.

Dans l'eau distillée dans la plupart de cas je me suis trouve en présence de rares individus à l'état de division.

Les premiers couples constants apparaissent brusquement à N/120 — l'épidémie à cette concentration n'est point inférieure à celle obtenue dans la solution isotonique de NaCl.

L'intensité de l'épidémie va régulièrement en augmentant en approchant de N/1200 et de N/2400. Il est impossible de distinguer des différences de l'action entre ces deux concentrations. — A la concentration N/4800 l'épidémie de conjugaison commence à diminuer d'intensité — et à la concentration de N/6000 — est de la même intensité qu'à N/4800.

A la concentration N/12 000 nous sommes déjà en présence d'une épidémie d'intensité sensiblement inférieure à celle obtenue à la concentration de N/1200 — N/2400 — néanmoins le nombre des couples est encore bien élevé; au contraire à la concentration N/60 000 la quantité des couples a diminué très considérablement.

Dans la plupart des cas à la concentration N/120 000 — la quantité des couples est plus ou moins égale a celle obtenue à la concentration de N/60 000 — mais il m'est arrivé une fois de rencontrer dans cette concentration de très rares couples ne dépassant pas le chiffre de 7. A la concentration N/240 000 le nombre des couples est déjà très faible par rapport à N/120 000.

Dans l'eau distillée — sur quatre cas — deux fois seulement j'ai eu absence complete de couples; dans tous les autres — pendant la deuxième expérience j'en ai observé de très rares dont le nombre n'a jamais dépassé 6.

Ces faits s'expliquent par la légère élévation de la température pendant la IIe exp. — en effet la température a dépassé 24° C.

Comme optimum de ce sel pour la conjugaison — je considère les concentrations comprises entre les limites de N/1200 à N/2400.

KCl. (tab. XV.)

Ce chlorure aussi est très favorable à la conjugaison.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/7,5. — La première concentration favorable à la vie de P. C. est de N/15 dans cette concentration nous nous trouvons déjà en présence de plusieurs individus à l'état de division. De même la solution N/30 très favorable au développement empêche la conjugaison.

A la concentration de N/60 dans la plupart des cas — comme l'indique le tableau — je n'ai pas trouvé de couples; pourtant il m'est arrivé une fois de rencontrer à cette concentration de très rares couples.

Je ne puis pas par conséquent citer cette concentration comme empêchant constamment la conjugaison des Paramaecies.

De quoi dépend cette variabilité de l'action de cette concentration, il m'est impossible de le dire. Il y a à considérer une quantité des causes initiales — comme la nutrition et la température de la culture mère.

Il suffit d'un coup d'œil sur les tableaux pour s'assurer que dans presque tous les sels expérimentés par moi j'ai observé une variabilité pareille.

Dans KCl en question les premiers couples constants apparaissent à une concentration de N/120 en quantité minime — ne dépassant pas le nombre de 8.

Très régulièrement le nombre des couples augmente à une concentration de N/240 et est déjà plus prononcées à la concentration de N/600. En effet ici je me suis trouvé en présence d'une quantité de couples considérable et je peux affirmer qu'à cette concentration de KCl est déjà favorable à la conjugaison à un degré sûrement inférieur de NaCl à la même concentration. Aussi à la concentration N/1200 le NaCl est capable de favoriser les épidémies très intensivement, le KCl — comme il en resultera mieux des expériences comparatives — présente une épidémie d'une intensité sensiblement inférieure.

L'intensité de l'épidémie à N/1200 de ce sel est très sensiblement supérieure de celle observé à la concentration de N/600. Dans les concentrations de N/3600 — N/4800 — on observe déjà une épidémie

d'intensité très grande, mais certainement non supérieure à celle obtenue avec NaCl à la concentration de N/1200.

Brusquement dans quelques expériences plus régulièrement dans d'autres — l'épidémie a diminué d'intensité à une concentration de N/6000 et N/12000 pour être réduite à de rares couples à la concentration de N/60000 aussi qu'a N/120000 et N/240000.

Dans l'eau distillée dans deux cas sur quatre j'ai obtenu de très rares couples ne dépassant pas 3 — comme l'indiquent les Nr. 31—32.

Vu la constance de l'effet des concentrations comprises entre N/3600 et N/4800 — où il m'était impossible de distinguer des différences — je considère ces concentrations comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

RbCl. (tab. XVI.)

Comme les autres chlorures du premier groupe — celle-là aussi est très favorable à la conjugaison.

A la concentration N/15 les Paramaecies sont morts.

Les concentrations favorables au développement des Paramaecies, mais empêchant aux celles-ci de contracter l'union sont les N/30 et N/60. Dans celles ci on se trouve déjà en présence d'individus à l'état de division et le nombre de ces individus augmente jusqu'à la concentration de N/4800 et N/6000, puis il se maintient au même degré jusq'à la concentration de N/60000 et diminue d'une manière sensible au fur et à mesure — qu'on approche de N/300000.

Le nombre des individus à l'état de division dans l'eau distillée est devenu déjà minime.

Les premiers couples constants apparaissent à N/120 — ils sont encore au minimum à cette concentration et augmentent d'une manière très régulière, comme l'indique les No. 10—11, à la concentration N/600 — puis le nombre des couples s'élève rapidement à N/1200. A la concentration N/2400 ce nombre quelques fois dans mes expériences provisoires s'est maintenu égal au N/1200 — généralement pourtant il était plus élevé. Au contraire à la concentration N/3600 et N/4800 je me suis trouvé déjà en présence d'une épidémie d'intensité très sensiblement supérieure; les différences entre ces deux dernières concentrations n'ont pas été visibles. Déjà à la concentration N/6000 l'intensité de l'épidémie est inférieure à celle obtenue avec N/3600 — N/4800. Quelques fois à la concentration de N/6000 je me suis trouvé en présence d'une épidémie d'intensité égale à celle observé



au N/3600 — N/4800, mais dans la plupart des cas cette concentration fournit une épidémie d'intensité inférieure. A la concentration N/60000 l'épidémie a diminué déjà très sensiblement et decroit encore de N/120000 jusqu'à N/240000 où dans la plupart des cas je me suis trouvé en présence de quelques couples.

Dans cette expérience dans l'eau distillée il y avait des couples en quantité variant de 2 à 6 comme l'indique le tableau — et on voit tout de suite que par rapport avec les concentrations les plus favorables à la conjugaison ces valeurs sont excessivement basses.

Comme optimum de ce sel pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum* je considère les concentrations comprises entre N/3600 et N/4800 — étant donné l'effet constant de ces concentrations sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison.

CsCl. (tab. XVII.)

CsCl aussi est très favorable à la conjugaison à un degré inférieur pourtant aux autres chlorures alcalines décrites jusqu'ici. Son poids moléculaire étant supérieur à celui des autres chlorures alcalines — les concentrations favorables au developpement des Paramaecies sont plus faibles. En effet les Infusoires ne supportent pas une concentration N/15 et à la concentration N/30 on trouve encore beaucoup de morts.

Les premières concentrations bien tolérables par les Paramaecies sont entre N/60 et N/120 ou on trouve les fréquents individus à l'état de division.

Entre les limites de ces deux concentrations les Paramaecies sont incapables de contracter l'union.

Le nombre des individus à l'état de division augmente regulièrement jusqu'à la N/600 — pour s'élever plutôt d'une manière brusque à N/1200 et se maintenir sans les différences prononcées jusqu'à N/6000 — puis descend d'une manière régulière jusqu'á N/240000. A cette concentration j'ai observé toujours une quantité minime d'individus à l'état de division. Dans l'eau distillée on observe de très rares individus à l'état de division.

Les premiers couples constants apparaissent comme le décrit le No. 9—10 à N/600. Ils sont encore en quantité minime et n'ont pas dépassé dans mes expériences le nombre de 4 couples et ce nombre augmente d'une manière brusque à N/1200 — où j'ai observé des épidémies de conjugaison bien intenses. A cette concentration le CsCl est déjà bien favorable à la conjugaison. L'in-

tensité de l'épidémie augmente régulièrement jusqu'à N/2400 et est au maximum de son intensité à N/4800. A N/6000 je me suis trouvé en présence d'une épidémie de conjugaison d'intensité inférieure à celle obtenue à N/4800.

L'intensité de l'épidémie diminue avec les dilutions successives jusqu'à N/120 000. Entre les concentrations N/60 000 et N/120 000 les différences ont été impossibles à noter. A N/240 000 les couples sont en quantité faible — et à la concentration de N/600 000 j'étais toujours en présence de très rares couples.

Dans l'eau distillée les couples n'ont jamais depassé le chiffre de 5 — dans les autres cas j'ai noté l'absence complète de couples.

Je considère la concentration N/4800 de CsCl comme optimum pour la conjugaison de Paramaecies.

NH_4Cl. (tab. XVIII.)

Ce chlorure est aussi très favorable à la conjugaison.

Les épidémies qu'on observe à de dilutions plus fortes comme par ex. N/60 000 et ainsi de suite sont plus intenses de celles obtenues avec NaCl. A la concentration N/15 les Paramaecies sont morts.

A la concentration N/30 les Paramaecies meurent la 2ième journée.

Les premières concentrations favorables au développement de Paramaecies, mais incapables de provoquer la conjugaison sont comprises entre le N/60 — N/120 où on rencontre fréquemment des individus à l'état de division.

Comme du reste en général dans tous les sels observés, aussi ici le nombre des individus à l'état de division augmente régulièrement en approchant des concentrations les plus favorables à la conjugaison notament de N/1200 — N/6000 et diminue à N/12 000 et comme tel ce nombre se maintient jusqu'aux dilutions les plus fortes pour être réduit au minimum dans l'eau distillée.

Les premiers couples constants apparaissent à N/240 et ils augmentent très légèrement à une concentration de N/600 — pour s'élever d'une manière plutôt brusque à N/1200.

A N/2400 l'épidémie est considérablement plus intense qu'à la concentration de N/1200, mais l'intensité de l'épidémie est vraiment supprenante à la concentration de N/4800 et à N/6000. A des dilutions plus fortes encore les épidémies quoique encore bien prononcées, sont pourtant inférieures — comme par ex. à la concentration de N/24 000. Les épidémies diminuent d'intensité légèrement encore à N/60 000. Au contraire à la concentration de N/120 000 l'in-

tensité de l'épidémie est sensiblement inférieure à celle obtenue à la concentration N/60 000.

A N/600 000 on se trouve en présence d'une faible épidémie de conjugaison par rapport aux concentrations les plus favorables. Dans l'eau distillée comme l'indique le No. 31 la conjugaison est arrivée en quantité prononcée une seule fois, mais l'examen des concentrations les plus favorables montre des différences très claires. Les autres irrégularités qui dans ces expériences ont apparu assez nombreux sont indiqué par les No. 23 et 29 I° exp.

Ces irrégularités s'expliquent très facilement: en premier lieu par l'age de la culture mère où ont été pris les Infusoires et en deuxième par la légère élévation de la température.

En effet la culture est arrivée à 6 jours de son existence et la thermomètre du thermostate a signé 25° C tandis que la température constante jusqu'alors était de 20—23° C.

Je cite néanmoins entièrement ces expériences vu que la valeur de l'optimum qui est de N/4800 — N/6000 est constante, aussi que sont constantes les concentrations N/60 — N/120 dans lesquelles les Paramaecies sont incapables de contracter l'union — comme a été vérifié dans les autres expériences.

Expériences comparatives des chlorures des métaux monovalents.
(tab. XIX.)

Les résultats sont apparus normalement la 2ième journée.

Comme l'indique le tableau seul le LiCl et NaCl à la concentration de N/120 m'ont fourni des couples — le RbCl contrairement à ce que j'avais observé dans l'expérience spéciale n'en a pas donné même la 3ième journée après la mise en expérience.

Au contraire les solutions isotoniques de N/1200 de toutes les chlorures expérimentées de métaux monovalents fournissent les couples avec une intensité bien différente. En effet le LiCl et NaCl favorisent la conjugaison au même degré avec une intensité bien prononcée — tandis que le KCl favorise la conjugaison au même degré que le NaCl ou LiCl à la concentration de N/6000;

le RbCl favorise la conjugaison à un degré inférieur à KCl à la même concentration des ions aussi que le CsCl. — Mais dans la plupart des cas le CsCl à la concentration de N/1200 favorise la conjugaison au degré inférieur au RbCl.

Le LiCl et NaCl dans toutes les concentrations considerées favorisent la conjugaison au même degré.

Le KCl à la concentration de N/2400 en général fournit des

couples avec la même intensité que le NaCl à la concentration N/4800. Au contraire la solution de KCl à N/4800 favorise la conjugaison à un degré supérieur à NaCl et LiCl à la même concentration des ions mais la favorise au même degré que le NaCl et LiCl dans les concentrations optimum.

Le RbCl à N/4800 est favorable au même degré que le KCl à la même concentration des ions.

Dans toutes les concentrations considerées sauf le N/120000 les deux chlorures le KCl et RbCl favorisent au même degré la conjugaison.

A la concentration de N/120000 les épidémies rencontrées sont plus intenses à KCl qu'à RbCl.

Mais tandis que ces deux chlorures à la concentration de N/6000 produisent les épidémies d'intensité très prononcée, le NaCl et LiCl à la même concentration des ions sont déjà beaucoup moins favorables à la conjugaison.

En effet les épidémies de conjugaison à cette concentration produites par les RbCl et KCl sont a peu près égales à celles observées à la concentration de N/2400 de NaCl et de LiCl; — au contraire à la concentration de N/12000 ces deux premiers chlorures favorisent la conjugaison au même degré que le NaCl ou LiCl à la concentration de N/6000.

Le CsCl dans plusieurs concentrations est beaucoup moins favorable à la conjugaison que tous les autres chlorures de métaux monovalents. En effet — tandis que le NaCl ou LiCl ou même le KCl et RbCl à la concentration de N/1200 favorisent la conjugaison à un degré prononcée, le CsCl à la même concentration des ions favorise la conjugaison au même degré que le NaCl à N/12000 ou le KCl à la concentration de N/120000. Même à son optimum contrairement à ce qui est arrivé pour les NaCl, LiCl, KCl et RbCl — le CsCl ne favorise pas la conjugaison au même degré que les chlorures précités. En effet les épidémies de conjugaison observées à la concentration de N/4800 optimum de ce chlorure sont égales à peu près à celles observées au LiCl à la même concentration des ions c. a. d. N/4800.

A la concentration de N/6000 le CsCl favorise la conjugaison au même degré que le LiCl ou NaCl à la même concentration des ions — ou — au degré à peu près égale à celui observé dans les solutions de KCl et RbCl à la concentration de N/12000.

Mais les différences sont encore plus frappantes lorsqu'on considère la solution de CsCl à la concentration de N/12000. Dans ce cas toujours je me suis trouvé en présence d'une épidémie de con-

jugaison d'intensité égale à celle observée au KCl à la concentration de N/120000!

Au contraire les solutions de RbCl et CsCl à la concentration de N/120000 favorisent la conjugaison au même degré.

Le NH_4Cl — favorise la conjugaison au même degré que le KCl.

En effet à la concentration de N/1200 le NH_4Cl favorise la conjugaison au même degré que le KCl à la même concentration. A la concentration de N/4800 ou N/6000 qui sont optimum de ce sel pour la conjugaison du Paramaecium — le NH_4Cl favorise la conjugaison aussi au même degré que le KCl à la concentration de N/4800.

Mais au contraire la solution de ce chlorure à la concentration de N/120000 est moins favorable à la conjugaison de l'isotonique KCl et produit des épidémies de conjugaison de la même intensité que le RbCl ou CsCl à la même concentration.

L'expérience des optimum des chlorures de métaux monovalents confirme pleinement ces considérations (tab. XIX a).

En effet le LiCl et NaCl à la concentration de N/1200, le KCl et RbCl à la concentration de N/4800 — favorisent la conjugaison au même degré; le CsCl est beaucoup moins favorable. Le NH_4Cl à la concentration de N/4800 et N/6000 favorise la conjugaison au même degré que le KCl à la même concentration des ions. En se basant sur cette expérience on pourrait établir le schema suivant (explication des tableaux p. 350).

Les chlorures favorisent la conjugaison dans la concentration optimum au degré indiqué par les signes:

++++	+++
LiCl N/1200 NaCl „ KCl N/4800 RbCl „ NH_4Cl „ „ N/6000	CsCl N/4800

d) Chlorures de métaux bivalents.

$MgCl_2$. (tab. XX.)

Ce sel favorable au même degré que $CaCl_2$ à la conjugaison de Paramaecies — présente en général les mêmes effets caractéristiques que $CaCl_2$.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/15 de $MgCl_2$.

Les concentrations favorables au développement de ces Infusoires mais empêchant de contracter l'union sont comprises dans mes expériences entre les limites de N/30 et N/60; on se trouve dans ces concentrations en présence de fréquents individus à l'état de division.

Même à la concentration N/120 comme l'indique le No. 7—8 j'ai observé des couples. Dans cette concentration je me suis trouvé déjà en présence de nombreux individus à l'état de division et ce nombre augmente d'une manière très brusque à partir de N/600.

Sans les différences prononcées le nombre des individus en division se conserve jusqu'à N/18 000 — puis descend régulièrement jusqu'à N/180 000 pour être réduit à plusieurs individus seulement à N/240 000 — N/600 000 et aux très rares individus à l'état de division dans l'eau distillée.

Le premiers couples constants apparaissent à N/180 où ils sont encore en quantité très faible, puis le nombre des couples s'élève régulièrement à N/600. A N/1200 je me suis trouvé en présence d'une riche épidémie de conjugaison. L'intensité de l'épidémie est vraiment surprenante à N/1800 et N/2400 (No. 17—20). Dans ces cas très souvent je me suis trouvé en présence de triples et quadruples accouplements de Paramaecies.

L'intensité de l'épidémie diminue déjà à une concentration de N/3600. Dans mes expériences il m'a été impossible de distinguer des différences entre les concentrations N/3600 et N/6000 où dans la plupart des cas l'intensité de l'épidémie était la même.

D'une manière sensible l'épidémie commence a diminuer à N/18 000. Une fois seulement à la concentration de N/60 000 comme l'indique le No. 29 II° exp. l'intensité de l'épidémie s'est élevé au degré de l'intensité obtenue avec les concentrations les plus favorables à savoir N/1800 — N/2400, mais dans la plupart des cas à la concentration de N/60 000 l'épidémie de conjugaison diminue très fortement d'intensité. A la concentration de N/180 000 et N/240 000 l'épidémie est réduite à une faible quantité de couples — tandis que à N/600 000 j'ai toujours été en présence de rares couples dont le nombre n'a jamais dépassé une dizaine.

Dans l'eau distillée dans ces expériences sur 4 cas — deux fois j'ai observé des couples au nombre de 1 à 3. Je rapporte ces cas d'irrégularité à simple titre de statistique — étant donné que les différences par rapport aux concentrations N/1800 — N/2400 sont plus que frappantes.

Comme optimum de la concentration de $MgCl_2$ pour la conjugaison — je considère les concentrations comprises entre N/1800 et N/2400.

$CaCl_2$. (tab XXI.)

Dans la première expérience faite avec ce sel la conjugaison est apparue le matin seulement dans les concentrations comprises entre N/1800 — N/60000, comme il résulte du tableau. Dans tous les autres vases il y avait absence complete de couples. Dans la première expérience — les concentrations compris entre le N/240000 — N/1200000 n'ont pas eu de couples même le 4ième jour après la mise en expérience. De même dans l'eau distillée je n'ai point du tout observé la formation de couples.

La 2ième expérience m'a fourni des résultats très réguliers déjà la 2ième journée.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/7,5. La concentration N/15 est mal supportable par ces Infusoires.

La première concentration favorable au développement des Paramaecies est N/30. Dans ce cas nous nous trouvons déjà en présence de rares individus à l'état de division. Ce nombre augmente d'une manière très évidente à la concentration N/60. Entre les limites de ces deux concentrations les Paramaecies ne sont jamais conjugués. Le nombre des individus à l'état de division augmente régulièrement dans les concentrations de N/120 — N/600 pour s'élever d'une manière brusque à la concentration N/1800 et comme tel ce nombre se conserve jusqu'à N/60000. A la concentration N/180000 le nombre des individus à l'état de division a diminué très sensiblement pour être réduit à des rares individus à N/600000. A N/1800000 ainsi que dans l'eau distillée j'ai observé de très rares divisions.

Les premiers couples ont apparus à la concentration N/180 — deux fois seulement (No. 7 I° exp. 8 II° exp.). Dans la plupart des cas à cette concentration je n'ai pas observé de couples.

Les premiers couples constants apparaissent à N/240 — ils sont encore très rares et le nombre de ceux-ci n'a jamais depassé 12—15. Au contraire à la concentration de N/600 — j'ai trouvé déjà beaucoup de couples et on peut affirmer qu'à cette concentration le $CaCl_2$ est bien favorable à la conjugaison.

L'épidemie à des concentrations N/1800 et N/2400 a été vraiment surprenante: on peut sans doute dire — qu'il y a eu 60—65% des individus accouplés. La concentration N/3600 une fois m'a fourni une très intense épidémie de conjugaison égale peutêtre à

celle observé à la concentration de N/1800 ou N/2400 — mais dans la plupart des cas à cette concentration l'épidémie a été d'intensité mineure. L'épidémie a diminué d'intensité regulièrement jusqu'à N/36 000. Il m'a été impossible de distinguer les différences entre le N/60 000 et cette dernière concentration.

Au contraire à N/180 000 — N/240 000 l'épidémie a diminué très sensiblement l'intensité. Les concentrations N/600 000 et N/1 800 000 présentent plusieurs couples seulement.

Dans l'eau distillée sur 4 cas — j'ai dans deux observé des couples dont le nombre n'à jamais dépassé 5—6.

Au cours de l'expérience avec $CaCl_2$ sont survenues quelques irrégularités. En premier lieu je dois citer la présence d'une épidémie très intense égale à celle obtenue à N/1800 — arrivée à N/6000 (No. 20 II° exp.) ainsi qu'une épidémie d'intensité inférieure, il est vrai, mais néanmoins très riche arrivée à la concentration N/600 000 (No. 31 II° exp.).

On peut donc affirmer que $CaCl_2$ est très favorable à la conjugaison même à des concentrations très faibles.

Etant donné l'effet constant sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison de la solution N/1800 — N/2400 de $CaCl_2$ — je considère ces concentrations comme optimum pour la conjugaison des Paramaecies.

$SrCl_2$. (tab. XXII.)

Ce chlorure aussi est très favorable à la conjugaison.

Les Paramaecies dans les conditions connues de l'expérience ne supportent pas une concentration de N/15; à la concentration N/30 vivent mal.

La concentration la plus favorable au développement des Paramaecies dans mes expériences commence à partir de N/60. A cette concentration les Paramaecies sont incapables de contracter l'union ainsi qu'à la concentration N/60 — N/120 où on trouve souvent des individus à l'état de division; à cette dernière concentration j'ai une fois observé la formation de couples. (No. 4 I° exp.)

Les premiers couples constants apparaissent à N/180 — ils n'ont jamais dépassé le chiffre de 6—7 dans mes expériences. Le nombre des couples augmente régulièrement jusqu'à N/600 — et je puis affirmer qu'à cette concentration le $SrCl_2$ est déjà très favorable à la conjugaison. Aux concentrations N/1200 — N/1800 je me suis trouvé toujours en présence d'une épidémie de conjugaison très prononcée et intense. L'épidémie augmente très régulièrement à

N/2400 pour s'élever d'une manière brusque à N/3600 (No. 17 et 18) et déjà à N/4800 dans la plupart des cas — j'ai été en présence d'une très intense épidémie de conjugaison inférieure pourtant à celle obtenue à N/3600. A N/6000 — l'intensité d'épidémie est égale à celle observée à N/4800 puis elle commence régulièrement à descendre.

. Les deux concentrations N/4800 et N/6000 ont eu une épidémie d'intensité à peu près égale. A la concentration N/36 000 l'intensité de l'épidémie à diminué très sensiblement et comme telle — comme l'indique le tableau — se maintient à peu près égale jusqu'à la concentration N/60 000. Mais tandis que toujours à ces deux dernières concentrations j'ai eu une épidémie d'intensité prononcée — aux concentrations N/180 000 l'épidémie a été très sensiblement réduite et aux N/240 000 et N/600 000 (No. 30—31) — dans toutes les expériences l'épidémie a été réduite à une faible quantité de couples.

Dans une concentration très faible comme N/1 800 000 j'ai eu encore quelques rares couples — dont le chiffre n'a jamais dépassé 8—9.

Dans l'eau distillée sur 4 cas, j'ai observé dans un seul des couples au nombre de 8 ou 9 (No. 33).

Vu cette constance de l'effet de la concentration N/3600 de $SrCl_2$ sur l'épidémie de conjugaison — je la considère comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

$BaCl_2$. (tab. XXIII.)

Ce chlorure aussi est très favorable à la conjugaison.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/60 de $BaCl_2$.

La concentration de N/120 n'est pas favorable au développement des Infusoires non plus que N/180. Les concentrations favorables sont de N/240 où on se trouve en présence de rares individus à l'état de division — tandis que déjà à la concentration de N/600 le nombre d'individus en division est devenu beaucoup plus prononcé. Dans les limites de ces deux concentrations le $BaCl_2$ empêche la conjugaison des Paramaecies. En effet je n'ai jamais vu se former de couples dans les limites de ces 2 concentrations.

Le nombre de division augmente très régulièrement en approchant de N/6000 et se maintient egal jusqu'à N/24 000 puis diminue régulièrement en approchant de N/120 000. A la concentration de N/240 000 ce nombre est devenu minime — tandis qu'à N/600 000 ainsi qu'à N/1 200 000 et dans l'eau distillée je n'ai pas observé d'individus à l'état de division.

Les premiers couples constants apparaissent à N/900. Dans ce cas ce nombre dans mes expériences n'a jamais dépassé le chiffre de 5—6 et tandisque à la concentration de N/1200 la quantité des couples a augmenté faiblement — à la concentration de N/1800 j'ai trouvé toujours une quantité bien prononcée de couples — et je puis affirmer qu'a cette concentration le $BaCl_2$ est très favorable à la conjugaison. L'épidémie de conjugaison augmente d'intensité très régulièrement jusqu'à N/6000 — concentration où j'ai rencontré en expérimentant ce sel l'épidémie la plus intense. Déjà à la concentration N/1800 l'intensité de l'épidémie est inférieure à celle obtenue à la concentration de N/6000.

Les différences sont faibles — mais un examen attentif (avec la méthode de la goutte) permet d'établir les différences.

L'intensité de l'épidémie diminue régulièrement à partir de N/36000 jusqu'à N/180000.

A partir de la concentration N/240000 l'épidémie de conjugaison est réduite assez fort — je dirais mieux à une quantité de couples ne dépassant pas sans doute une dizaine. Mais encore à cette concentration — comme il résulte du No. 29 I° exp. — j'ai rencontré une fois une épidémie d'intensité bien prononcée. A la concentration de N/600000 aussi qu'à N/1800000 on trouve dans les cultures en expérience de très rares couples et sans doute l'action favorable de $BaCl_2$ à cette concentration est réduite au minimum.

Il est impossible de distinguer des différences entre les limites de ces dernières concentrations.

Dans l'eau distillée il y avait absence complète de couples.

Comme optimum de la concentration de $BaCl_2$ pour la conjugaison du *P. caudatum* je considère la concentration N/6000 étant donné qu'à cette concentration j'ai eu toujours une épidémie d'intensité supérieure à celles obtenues avec les autres concentrations.

$HgCl_2$. (tab. XXIV.)

L'action de ce sel sur la conjugaison du *Paramaecium caudatum* est très intéressante.

Souvent dans les concentrations les plus favorables pour la conjugaison l'intensité de l'épidémie pouvait s'élever au degré de l'intensité obtenue avec $SrCl_2$ ou $BaCl_2$. D'autres fois dans de nom breuses expériences ou provisoires ou comparatives, comme je le montrerai plus loin, dans des concentrations respectives j'ai observé une absence complète de couples ou parfois de très rares, tandis

que les autres sels comme $FeCl_3$ ou $AlCl_3$ pouvaient fournir en même temps une épidémie très intense.

La concentration de ce sel supportable par les Paramaecies est N/480 000; ici je me suis trouvé très rarement en présence d'individus à l'état de division. Au contraire les concentrations de N/600 000 jusqu'à N/800 000 sont bien supportables — mais empêchent les Paramaecies de contracter l'union.

Même une concentration très faible comme N/2 400 00 dans la plupart de cas n'a pas fourni de couples — sauf quelques rares exceptions — comme du reste l'indique le No. 7—8 la II° exp. où j'ai observé de rares couples.

Les premiers couples constants dans l'expérience spéciale dont je decris les resultats maintenant sont apparus à la concentration de N/4 800 000. Contrairement à ce qu'arrive pour les autres sels — avec $HgCl_2$ je n'ai pas observé dans la plupart des cas des individus à l'état de division — d'autres fois je les ai distingué en quantité minime.

A la concentration de N/4 800 000 j'ai obtenu des couples en quantité relativement faible.

Au contraire à la concentration N/12 000 000 l'épidémie pouvait s'élever d'intensité d'une manière brusque (No. 12. II° exp.) et sans les différences prononcées dans le II° exp. l'épidémie s'est maintenu au même degré jusqu'à la concentration de N/48 000 000. C'est seulement à la concentration de N/120 000 000 que l'épidémie diminue très sensiblement d'intensité par rapport aux concentrations les plus favorables à la conjugaison; mais encore à cette concentration l'action de $HgCl_2$ sur l'intensité de l'épidémie de conjugaison est forte.

Dans l'eau distillée dans cette expérience deux fois seulement j'ai observé des couples dont le nombre n'a jamais dépassé le chiffre de 5 ou 6.

L'expérience spéciale comme je l'ai dit plus haut était caracterisée par la régularité complète au point de vue de la production de l'épidémie. Tout autre chose s'est révélé dans des nombreuses autres expériences, surtout comparatives. (tab. XXV No. 9—10 I° et II° expèriences.)

Cette extrême variabilité de l'action de $HgCl_2$ doit sans doute être expliquée surtout par l'extrême toxicité de ce sel; mais il est bien possible que d'autres conditions s'ajoutent à cette action. En tachant de compenser la toxicité de $HgCl_2$ avec NaCl ou d'autres sels, comme l'indiquent les expériences (tab. XXXVI No. 5, 6, 8, 9) on remarque une constante augmentation de l'intensité de l'épidémie,

dont le degré dans ces conditions a depassé le degré d'intensité de l'épidémie obtenue avec NaCl. (tab. XXXVI No. 1—2.)

Comme optimum de la concentration de $HgCl_2$ pour la conjugaison des Paramaecies — je considère les concentrations comprises entre les N/12 000 000 et N/48 000 000.

Expériences comparatives des chlorures de métaux bivalents. (tab. XXV.)

La conjugaison est apparue normalement la 2ième journée. Dans les solutions à la concentration de N/180 seuls le $MgCl_2$ et $CaCl_2$ sont capables de provoquer la conjugaison des Paramaecies. Tous les autres chlorures de métaux bivalents ne la favorisent pas.

Au contraire à la concentration de N/1800 tous ces chlorures favorisent la conjugaison — mais au degré très différent.

En effet — tandis que le $MgCl_2$ et $CaCl_2$ à cette concentration favorisent la conjugaison au maximum d'intensité possible pour ces sels — le $SrCl_2$ favorise la conjugaison à un degré sensiblement inférieur égal à peu près à celui observé dans les solutions de $MgCl_2$ et $CaCl_2$ à la concentration de N/6000.

Le $MgCl_2$ et $CaCl_2$ à toutes les concentrations considérées favorisent la conjugaison au même degré.

Le $BaCl_2$ à la concentration de N/1800 est relativement peu favorable à la conjugaison; en effet les épidémies observées dans cette concentration sont égales à celles observées dans les solutions de $MgCl_2$ ou $CaCl_2$ à la concentration de N/12 000.

Le $SrCl_2$ à la concentration de N/3600 (optimum de ce sel) favorise la conjugaison à un degré inférieur aux solutions optimum de $MgCl_2$ et $CaCl_2$ et à peu près au même degré de l'intensité des épidémies observées dans les solutions isotoniques de $MgCl_2$ et $CaCl_2$.

A la concentration N/6000 le $SrCl_2$ favorise la conjugaison au même degré que le $MgCl_2$ et $CaCl_2$ à la même concentration des ions.

Les solutions de $MgCl_2$ et $CaCl_2$ à la concentration de N/18 000 favorisent la conjugaison à un degré supérieur de $SrCl_2$ à la même concentration.

En effet l'intensité de l'épidémie de conjugaison est supérieure dans les solutions de deux premiers chlorures non seulement le 2ième jour, mais tandis que le 3ième jour après la mise en expérience le $SrCl_2$ présente de rares individus accouples — le $MgCl_2$ et $CaCl_2$ présentent encore une épidémie de conjugaison prononcée.

A la concentration de N/6000 aussi qu'à N/12 000 les différences entre les trois chlorures ne sont pas bien visibles.

Le $BaCl_2$ à la concentration de N/3600 favorise la conjugaison au même degré que les $MgCl_2$ et $CaCl_2$ à la concentration de N/6000 ou le $SrCl_2$ à la concentration de N/1800.

Au contraire à la concentration de N/6000 — optimum de ce sel — le $BaCl_2$ favorise la conjugaison au même degré à peu près que le $SrCl_2$ à la concentration de N/3600.

A la concentration de N/12 000 le $BaCl_2$ est plus favorable à la conjugaison que les solutions isotoniques de trois premiers chlorures.

Les épidémies de conjugaison observées dans la solutions de ce chlorure sont égales en intensité aux épidémies observées dans les solutions de $MgCl_2$, $CaCl_2$ on $SrCl_2$ à la concentration N/6000.

Au contraire à la concentration de N/18 000 le $BaCl_2$ ne présente pas des différences notables avec les solutions isotoniques de $MgCl_2$, $CaCl_2$ et $SrCl_2$.

A la concentration de N/180 000 — lorsque les trois premiers chlorures favorisent la conjugaison au même degré — le $BaCl_2$ semble la favoriser à un degré supérieur.

Quant à $HgCl_2$ — en mettant à part l'extrême variabilité de l'effet de ce sel sur la conjugaison — je puis dire — que les épidémies de conjugaison observées aux concentrations de N/12 000 000 au N/48 000 000 (optimum de ce chlorure) sont égales à peu près aux épidémies observées dans les solutions de $MgCl_2$ à la concentration de N/18 000.

Le maximum — que le $HgCl_2$ m'a fourni dans les nombreuses expériences que j'ai faites avec ce chlorure est épidémie égale en intensité au $BaCl_2$ N/6000.

Les différences de l'optimum des chlorures de métaux bivalents ont été pleinement confirmées — dans les expériences spéciales.

Il s'en suit — comme l'indique le tableau No. XXVa — qu'à la concentration N/1800 les $MgCl_2$ et $CaCl_2$ favorisent la conjugaison au même degré — les solutions de $SrCl_2$ à N/3600 et $BaCl_2$ à N/6000 la favorisent à un degré inférieur. Le $BaCl_2$ à N/6000 faforise la conjugaison au même degré à peu près que le $SrCl_2$ à N/3600.

En se basant sur ces considérations on pourrait construire le schema suivant (exp. tab. p. 350).

Chlorures de métaux bivalents favorisent la conjugaison dans la concentration optimum au degré indique par les signes:

+++++	++++	++(++)
$MgCl_2$ N/1800 $CaCl_2$ N/1800	$SrCl_2$ N/3600 $BaCl_2$ N/6000	$HgCl_2$ N/12 000 000 N/48 000 000



e) Les chlorures de métaux fonctionnant avec trois valences. $AlCl_3$. (tab. XXVI.)

L'action de ce sel sur la conjugaison des Paramaecies et surprenante. On peut affirmer qu'aucun sel parmi tous ceux que j'ai expérimentés n'a jamais fourni des si riches épidémies de conjugaison. En effet dans les concentrations les plus favorables j'ai constamment observé des épidémies presque entières. Comme tous les sels très favorables à la conjugaison ($FeCl_3$ etc.) les concentrations empêchant la conjugaison ont des limites bien étroites. En effet ces concentrations de $AlCl_3$ sont comprises entre les N/4800 et N/6000 — même à cette dernière — une fois, comme l'indique le No. 4 II° exp., j'ai observé des couples. Ces concentrations très favorables au développement des Infusoires présentent de très fréquents individus à l'état de division. Et leur nombre augmente très régulièrement en approchant de N/9600 pour s'élever d'une manière excessivement brusque à N/12000 et N/24000. Très élevé encore — mais inférieur pourtant par rapport à ces deux concentrations — est le nombre des individus à l'état de division dans la concentration de N/60000. Il se maintient au même degré jusqu'à N/240000 pour diminuer très régulièrement à N/1200000. A la concentration de N/2400000 aussi qu'à N/4800000 ce nombre a diminué très sensiblement. Dans l'eau distillée dans la plupart des cas j'ai observé de très rares individus à l'état de division.

Les premiers couples constants apparaissent à N/9600 — ils sont encore en quantité faible très souvent ne dépassant pas le chiffre de 10 ou 12.

A la concentration de N/12000 je me suis toujours trouvé — au contraire — en présence d'une épidémie de conjugaison d'intensité prononcée et je peux affirmer que $AlCl_3$ à cette concentration est très favorable à la conjugaison.

Mais l'action de ce sel vraiment est supprenante aux deux concentrations successives N/24000 et N/48000. Toujours dans ces cas les épidémies de conjugaison ont été presque entières (No. 9—12).

Dans les cours des expériences avec $AlCl_3$ dans les concentrations les plus favorables à la conjugaison j'ai observé constamment de triples et quadruples unions des Paramaecies. Ces conjugaisons ont été surtout observables dans les limites de concentration comprises entre N/24000 et N/120000.

Dans les concentrations de N/60000 aussi que N/120000 l'épidémie de conjugaison a diminué très peu d'intensité. Entre ces

dernières concentrations, comme l'indique les No. 13—16, les différences ont été impossibles à distinguer.

Non seulement dans ces concentrations, mais aussi entre les N/240 000 et 480 000 dans la plupart de cas il m'a été impossible de noter des différences.

Ces 2 dernières concentrations m'ont fournis des épidémies de conjugaison d'intensité sensiblement inférieure à celle obtenue aux N/24 000 et N/48 000.

Avec une dilution l'épidémie diminue très sensiblement d'intensité. En effet dans les concentrations N/600 000 et N/1 200 000 — j'ai observé un nombre d'individus libres sensiblement supérieur à celui observé respectivement aux concentrations N/480 000 et N/600 000.

Dans la concentration N/240 000 l'épidémie était réduite à une faible quantité de couples.

A la concentration de N/4 800 000 le nombre de couples n'a pas dépassé le chiffre de 10 ou 12, une fois seulement ce nombre a été très prononcée comme l'indique le No. 27 du II° exp.

Dans l'eau distillée comme l'indique les No. 29—30 une fois le nombre de couples a depassé 10 — toutes les autres les valeurs obtenus ont été très basses.

$AlCl_3$ est excessivement favorable à la conjugaison et comme optimum de concentration je considère les concentrations comprises entre le N/24 000 et N/48 000.

$AuCl_3$. (tab. XXVII.)

Ce sel es bien favorable à la conjugaison dans les solutions plutôt très dilués.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/6000.

La première concentration supportable par les Infusoirs mais non pas favorable à leur développement est de N/12 000.

Les concentrations favorables au développement, mais auxquelles les Paramaecies ne sont pas capables de contracter l'union sont comprises entre les limites de N/24 000 — N/36 000. En effet entre les limites de ces deux concentrations j'ai toujours observé de nombreux individus à l'état de division — même deux fois à la concentration de N/36 000 (No. 7 I° exp. et 8 II° exp.) j'ai observé quelques rares couples. Ce fait est exceptionnel — je le cite pourtant à titre de renseignement. En tout cas il prouve qu'on peut pas considérer cette dernière concentration comme contraire toujours à la conjugaison.

Le nombre des individus à l'état de division augmente très

régulièrement jusqu'à N/600 000, puis commence a diminuer pour être réduit à quelques rares division à N/4 800 000. Dans l'eau distillée dans cette expérience je n'ai pas observé des divisions.

Les premiers couples constants apparaissent à N/48 000; ils sont déjà en quantité prononcée.

L'épidémie de conjugaison s'élève brusquement à la concentration de N/120 000, pour être à son maximum possible sous l'influence de ce sel à la concentration de N/240 000 (No. 15—16).

L'épidémie de conjugaison à partir de N/480 000 commence a diminuer d'intensité. A la concentration de N/600 000 au contraire elle est diminuée déjà très sensiblement, et décroit très régulièrement jusqu'à N/4 800 000.

Dans cette dernière concentration une fois j'ai rencontré l'épidémie de conjugaison d'intensité prononcée — les autres fois j'ai observé une petite quantité de couples.

Dans l'eau distillée dans cette expérience une fois seulement j'ai rencontré des couples en quantité très prononcée (No. 29) — dans tous les autres cas j'ai observé l'absence complete de couples.

Je considère comme optimum de la concentration de $AuCl_3$ pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum* — la concentration de N/240 000.

Expériences comparatives des chlorures de métaux fonctionnant avec 3 valences. (tab. XXVIII.)

Ici comme indique le tableau je reunis le trichlorure d'Au et d'Al.

Les deux chlorures sont excessivement favorables à la conjugaison. Surtout $AlCl_3$ dans les solutions duquel j'ai observé des épidémies de conjugaison — que par leur intensité dépassent celles obtenues avec tous les autres chlorures en géneral. En effet — comme du reste je l'ai indiqué ailleurs — dans les concentrations les plus favorables j'ai observé toujours des épidémies presque entières.

Les deux chlorures présentent une action différente aux diverses concentrations sur la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

En effet lorsque dans la solution de $AlCl_3$ à la concentration de N/9600 on observe la formation des premiers couples — dans la solution de $AuCl_3$ à la même concentration les Paramaecies meurent.

Mais ces différences sont beaucoup plus frappantes à la concentration de N/16 000.

En effet tandis que le $AuCl_3$ à cette concentration empêche les Paramaecies de contracter l'union — le $AlCl_3$ à la même concen-

tration présente une épidémie de conjugaison d'intensité très prononcée (No. 5—6).

En outre lorsque dans les solutions de $AlCl_3$ à la concentration de N/24000 (No. 7—8) les épidémies de conjugaison sont au maximum d'intensité (90—95 %), le $AuCl_3$ à la même concentration empêche encore les Paramaecies de se conjuguer (No. 2).

De même lorsque à la concentration de N/32000 de $AuCl_3$ j'ai observé de très rares couples — le $AlCl_3$ à la même concentration des ions (No. 9) favorise la conjugaison au très haut degré.

Seul à la concentration de N/48000 le $AuCl_3$ favorise la conjugaison au même degré que la solution de $AlCl_3$ à la concentration de N/12000.

Le $AlCl_3$ à la concentration de N/48000 favorise toujours encore la conjugaison au même degré que la solution de ce chlorure à la concentration de N/24000 ou N/32000.

Tandis que le $AlCl_3$ à la concentration de N/60000 favorise la conjugaison à un degré très prononcé le $AuCl_3$ à la même concentration la favorise à un degré sensiblement inférieur.

En effet — les épidémies de conjugaison observées dans la solution de $AuCl_3$ à la concentration de N/60000 sont égales en intensité aux épidémies observées dans la solution de $AlCl_3$ à la concentration de N/120000.

Le $AuCl_3$ à la concentration de N/120000 favorise la conjugaison au même degré que la solution de $AlCl_3$ à la concentration de N/60000.

Au contraire le $AuCl_3$ (No. 11—12) à la concentration de N/240000 (optimum) favorise la conjugaison à un degré très sensiblement supérieur à la solution isotonique de $AlCl_3$ (No. 13—14).

Les épidémies de conjugaison observées à cette concentration dans le $AuCl_3$ sont pourtant inférieures à celles observées aux concentrations de N/24000—N/48000 de $AlCl_3$.

Ces différences sont mieux mises en évidence dans les expériences comparatives des optimum.

Les épidémies observées dans la solution de N/240000 de $AlCl_3$ sont un peu supérieures d'intensité aux épidémies observées dans la solution de $AuCl_3$ à la concentration de N/60000.

A la concentration de N/600000 le $AuCl_3$ favorise la conjugaison à un degré sensiblement supérieur à la solution isotonique de $AlCl_3$. En effet les épidémies observées dans la solution de $AuCl_3$ à cette concentration sont à peu près égales en intensité à celles observées dans le $AlCl_3$ à la concentration de N/240000.

A la concentration de N/1600000 le $AlCl_3$ favorise la conjugaison au même degré que le $AuCl_3$ à la même concentration des ions.

Les expériences comparatives des optimum (tab. XXVIII a) de ces chlorures confirment pleinement ces considérations. En effet: le $AlCl_3$ aux concentrations de N/24000 à N/48000 favorise la conjugaison à un degré supérieur à la solution de $AuCl_3$ à la concentration de N/240000.

En se bassant sur ces résultats on peut construire le schema suivant (exp. tab. p. 350).

Les chlorures favorisent la conjugaison dans les concentrations optimum au degré indiqué par les signes:

+++++++	+++++(+)
$AlCl_3$ N/24000 N/48000	$AuCl_3$ N/240000

f. Les chlorures de Ni''-Co'' et Fe'''.

$NiCl_2$. (tab. XXIX.)

Les chlorures de deux métaux de transition $NiCl_2$ et $CoCl_2$ m'ont donné des résultats très intéressants au point de vue de leur action sur la conjugaison. Ces deux sels sont bien favorable à la conjugaison à un degré très différent: le $NiCl_2$ fournit à des concentrations les plus favorables des épidémies de conjugaison beaucoup moins intenses que $CoCl_2$ — beaucoup moins toxique que le $NiCl_2$.

Le $NiCl_2$ montre toute une série de concentrations favorables au développement des Paramaecies, mais empêchent la conjugaison.

Les Paramaecies ne supportent pas même une concentration de N/12000 de ce chlorure. A la concentration de N/18000 les Paramaecies vivent mal. La première concentration favorable au développement des Infusoires est de N/24000 et à ce degré de concentration j'ai très souvent rencontré des individus à l'état de division. Ce nombre augmente plutôt irrégulièrement en approchant de N/240000 et se maintient jusqu' à N/600000, mais répétons ce nombre des individus à l'état de division est beaucoup inférieur à celui que j'ai observé dans les solutions isotoniques de $CoCl_2$ où toujours j'ai eu de très nombreux individus à l'état de division. Dans les concentrations plus faibles ainsi que dans l'eau distillée ce nombre est réduit à de très rares individus.

Les premiers couples sont apparus à N/60000 et ont été en quantité très faible. Mais cette solution de $NiCl_2$ ne pouvait produire que très inconstamment des conjugaison — comme du reste l'indique le tableau (No. 11—12 I° exp.).

Au contraire j'ai toujours eu des conjugaisons constantes à la concentration de N/120000 en quantité plus prononcée et ce nombre a augmenté très régulièrement en approchant à N/240000 et N/360000 où les épidémies de conjugaison sont de la même intensité. Aux ceux concentrations les épidémies de conjugaison sont riches, mais pas superieur probablement à 40—50 %.

L'intensité de l'épidémie descend très régulièrement à N/600000, pourtant, comme l'indique le tableau, il m'est arrivé de rencontrer à cette concentration des épidémies de conjugaison d'intensité égale à celles observées à N/240000 (No. 23), mais dans la plupart des cas inférieures.

Même à N/1800000 le $NiCl_2$ est capable de provoquer des épidémies de conjugaison assez riches — beaucoup déjà inférieurs pourtant à celles observées à N/600000.

L'épidémie diminue d'intensité jusqu'à la concentration de N/2400000 et est réduite à quelques rares couples à N/4800000. A cette dernière concentration j'ai rencontré une épidémie de conjugaison d'intensité prononcée (No. 30 I° exp.). Dans l'eau distillée une fois sur quatre j'ai observé des couples et en quantité plutôt prononcée (No. 31); en tous cas je peux affirmer que ce nombre n'a pas dépassé le chiffre de 15 à 17 couples — nombre très evidemment inférieur au nombre des couples observés à N/240000—N/600000 et même N/1800000.

Dans toutes les autres cas j'ai observé une absence complète de couples.

Vu la constance de l'effet des concentrations N/240000 et N/360000 je les considère comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum*.

$CoCl_2$. (tab. XXX.)

Ce sel est beaucoup moins toxique que $NiCl_2$ et beaucoup plus favorable à la conjugaison. En effet dans les concentrations les plus favorables à la conjugaison l'épidémie peut s'élever à un degré égal à peu près à $FeCl_3$.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/600. La solution à N/1200 n'est pas favorable au développement des Infusoires. Beaucoup plus favorable est la solution de N/1800 et de

N/2400 où dans la plupart des cas j'ai observé des individus à l'état de division. Il existe toute une série des concentrations comme l'indique le tableau (No. 2—10) incapables de provoquer la conjugaison des Paramaecies, mais très favorables au leurs développement. — Ces solutions sont comprises entre les concentrations de N/2400 au N/12 000.

Le nombre des individus à l'état de division augmente à partir de N/2400, puis s'éleve très régulièrement jusqu'à N/24 000 et comme tel se maintient jusqu'à N/180 000 — puis déscend régulièrement jusqu'à N/2 400 000 pour être réduit aux rares couples à N/4 800 000 et dans l'eau distillée.

Les premiers couples constants apparaissent à N/18 000; — ils sont encore en quantité très faible mais augmentent sensiblement à N/24 000 et puis à N/36 000. Entre les limites de ces deux dernières concentrations je peux affirmer que $CoCl_2$ est très favorable à la conjugaison.

L'intensité de l'épidémie de conjugaison est au son maximum dans les limites de concentrations comprises entre N/48 000 et N/60 000 — quoiqu'elle est un peu inférieur à celle observée dans les concentrations de N/48 000—N/60 000 de $FeCl_3$, comme l'indique le tableau XXXII No. 6—9 des expériences comparatives, ainsi qu'on le verra plus loin.

Entre ces deux concentrations les différences ne sont pas visibles.

Déjà d'une façon très évidente l'épidémie diminue d'intensité à la concentration de N/180 000 et diminue régulièrement jusqu'à N/360 000 et N/600 000 — entre les limites de ces concentrations le $CoCl_2$ ne présente pas de différences visibles. A la concentration de N/1 800 000 l'épidémie est très fortement diminuée pour être réduite à petite quantité de couples à la concentration de N/4 800 000.

Dans l'eau distillée j'ai observé même dans ces expériences deux fois des couples — mais dans les deux cas le nombre de ceux ci n'a pas dépassé 5 ou 6 et — comme indique le tableau — tous ces couples ont disparu le soir de la première journée.

Les concentrations de N/360 000 (No. 24 II° exp.) et N/600 000 (No. 26 I° exp.) m'ont fourni une fois des épidémies d'intensité égales à celles observées à N/60 000.

Je considère les concentrations N/48 000 et N/60 000 de $CoCl_2$ comme optimum pour la conjugaison des **Paramaecies**.

$FeCl_3$. (tab. XXXI.)

L'action remarquable de ce sel sur la conjugaison a été pour la première fois démontrée par Enriques dans ses études sur la conjugaison de *Cryptochilum nigricans.* Les mêmes effets se vérifient parfaitement sur la conjugaison du *Paramaecium caudatum.* Ce sel en effet dans mes expériences a fourni dans les concentrations les plus favorables à la conjugaison les épidémies d'intensité que furent appreciée comme étant de 75—80 %. La figure de la page 296 présente un amas des individus accouples dans la solution de N/60 000 de ce sel.

Dans mes expériences avec ce sel — comme du reste avec tous les autres sels très favorables à la conjugaison — j'ai distingué nettement une seule concentration empêchant aux Paramaecies de contracter l'union. Cette concentration caracterisée par N/4800, est très favorable au développement des Infusoires et, en effet je me suis toujours trouvé en présence des fréquents individus à l'état de division, mais elle ne favorise pas leur union. La solution N/2400 de $FeCl_3$ tue les Infusoires. Dans la plupart des cas la concentration de N/6000 empêche aussi aux Paramaecies de contracter l'union — mais une seule expérience dans laquelle j'ai observé des couples démontre qu'on ne peut pas considérer cette concentration comme absolument contraire à la conjugaison.

Le nombre des individus à l'état de division est très élevé — et ce nombre augmente très régulièrement jusqu'à N/24 000, puis s'élève d'une manière très brusque à N/48 000 et comme tel sans différences prononcées se maintient jusqu'à N/480 000 — pour diminuer régulèrement au N/1 200 000. A la concentration N/2 400 000, ce nombre a été réduit à de rares individus à l'état de division. Dans l'eau distillé dans la plupart des cas j'ai difficilement observé de très rares individus à l'état de division.

Les premièrs couples constants apparaisent vers N/9600 — ils sont encore en quantité minime — comme l'indique le tableau — et ce nombre augmente très brusquement à N/12 000 — de sorte qu'à cette concentration nous nous trouvons déjà en présence d'une assez riche épidémie de conjugaison. A N/24 000 l'épidémie est beaucoup plus intense encore. Mais l'augmentation très brusque de l'intensité de l'épidémie est vraiment surprenante â N/48 000 et N/60 000 où comme je l'ai dit j'ai toujours observé une épidémie d'intensité de 75 à 80 %. A cette dernière concentration aussi qu'à N/120 000 très souvent j'ai observé de triples et quadruples unions. Même le 3[ième] jour après la mise en expérience dans les concentrations les plus favorables c. a. d. comprises entre N/48 000 et N/240 000

j'ai observé de très fréquentes conjugaisons forcées de la même nature — que celles que j'ai rencontrées en expériment le Na_3PO_4 par ex.

L'épidémie de conjugaison diminue d'intensité très régulièrement aux concentrations successives N/120 000 — N/600 000, pourtant entre les limites de ces concentrations l'épidémie est encore très riche.

A N/1 200 000 dans la plupart des cas j'ai observé une épidémie égale en intensité à celle observée à N/600 000.

Au contraire à N/2 400 000 l'épidémie est réduite déjà à des conjugaisons isolées.

Parmi les irrégularités les plus prononcées je dois citer une riche épidémie obtenue avec une solution de N/600 000 égale à celles observée à N/240 000.

Dans l'eau distillée — sur quatre cas — deux fois seulement j'ai observé des couples; dans un cas leur nombre était supérieur à une quinzaine (No. 31 I^0 exp.) dans l'autre — il n'a pas dépassé le chiffre de 6; dans tous les autres je n'ai pas observé de couples.

L'épidémie de conjugaison a duré 36—40 heures. Vu l'effet constant des concentrations N/48 000 — N/60 000 de $FeCl_3$ — je considère ces concentrations comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum.*

Expériences comparatives de $NiCl_2$, $CoCl_2$ et $FeCl_3$.
(tab. XXXII.)

Dans ces expériences j'ai reuni et le $FeCl_3$ — malgré sa valence différente des autres, étant donné les propriétés chimiques très voisines de ces trois métaux. Les résultats ont apparus normalement le 2ième jour après la mise en expérience.

Tandis que les Paramaecies ne supportent pas une solution de $NiCl_2$ à la concentration de N/6000 — les solutions isotoniques de $CoCl_2$ empêchent les Infusoires de contracter l'union et dans la solution isotonique de $FeCl_3$ on se trouve parfois en présence de rares individus à l'état de conjugaison.

De même tandisque les Paramaecies ne supportent pas une solution de $NiCl_2$ à la concentration de N/12 000, la solution isotonique de $CoCl_2$ est très favorable au développement des Infusoires et le $FeCl_3$ à la concentration de N/16 000 isotonique au $NiCl_2$ N/12 000 favorise la conjugaison à un degré rélativement prononcé.

Même lorsque les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/18 000 de $NiCl_2$ — le $CoCl_2$ à la même concentration des ions favorise la conjugaison au même degré que la solution de $FeCl_3$ à la concentration de N/16 000.

Dans la solution isotonique de $FeCl_3$ à la concentration de N/24000 je me suis trouvé en présence d'une riche épidémie de conjugaison.

Les solutions de $CoCl_2$ à la concentration de N/24000 et $FeCl_3$ N/32000 isotonique, favorisent la conjugaison au même degré — le $NiCl_2$ au contraire à la même concentration des ions est très favorables au développement des Paramaecies, mais les empêche de contracter l'union.

Le $NiCl_2$ à la concentration de N/36000 empêche toujours les Paramaecies de se conjuguer — le $CoCl_2$ à la même concentration favorise la conjugaison au même degré que le $FeCl_3$ à la concentration de N/160000.

Le $FeCl_3$ à la concentration de N/48000 — optimum de ce chlorure — favorise la conjugaison au maximum. En effet les épidémies de conjugaison observées à cette concentration sont de 75 à 80%.

A la concentration de N/48000 le $CoCl_2$ (optimum) favorise la conjugaison à un degré supérieur à la solution de $FeCl_3$ à la concentration de N/80000 — le $NiCl_2$ à la même concentration empêche toujours les Paramaecies de contracter l'union.

Le $FeCl_3$ à la concentration de N/60000 favorise la conjugaison au même degré — que le même chlorure à la concentration de N/48000.

Le $NiCl_2$ à la concentration de N/60000 favorise la conjugaison à un degré très faible. En effet les épidémies de conjugaison observées a cette concentration de $NiCl_2$ sont égales à peu près à celles observés dans le $CoCl_2$ à la concentration de N/18000. Le $CoCl_2$ à la même concentration favorise la conjugaison au même degré que le $FeCl_3$ à la concentration de N/80000.

A la concentration de N/180000 le $NiCl_2$ favorise la conjugaison au même degré que le $CoCl_2$ à la même concentration et le $FeCl_3$ à la même concentration des ions.

Au contraire le $NiCl_2$ à la concentration de N/240000 — optimum de ce chlorure — présente une épidémie au maximum de l'intensité possible pour ce chlorure, égale en intensité à celles observées dans la solution de $CoCl_2$ à la concentration de N/48000 ou le $FeCl_3$ à la concentration de N/240000.

A la concentration de N/600000 il semble que tous les trois chlorures favorisent la conjugaison au même degré — ainsi que la concentration de N/1200000 de $NiCl_2$ et $CoCl_2$ et la solution de $FeCl_3$ à la concentration de N/1600000.

Les expériences des optimums de ces chlorures (tab. XXXII a) confirment ces considérations.

En effet le $FeCl_3$ à la concentration de N/48000 au N/60000 favorise la conjugaison à un degré supérieur à $CoCl_2$ à la concentration de N/48000 — N/60000.

Le $NiCl_2$ à la concentration de N/240000 est beaucoup moins favorable à la conjugaison que $CoCl_2$.

En se basant sur ces considérations on peut établir le schema suivant (exp. tab. p. 350).

Chlorures de métaux de transition favorisent la conjugaison dans les concentrations optimum au degré indique par les signes:

++++++	++++(+)	+++(+)
$FeCl_3$ N/48000 N/60000	$CoCl_2$ N/48000 N/60000	$NiCl_2$ N/240000

g) Les chlorures de métaux tétravalents.

$PdCl_4$. (tab. XXXIII.)

Ce sel m'a fourni toujours de très riches épidémies de conjugaison.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/6000.

Au contraire la concentration de N/12000 est excessivement favorable au développement des Infusoires, mais contraire à la conjugaison — ainsi que la concentration de N/15000. Dans ces concentrations toujours j'ai observé de très nombreux individus à l'état de division.

Le nombre de ces individus augmente progressivement jusqu'à N/600000, diminue sensiblement à N/1500000 et puis N/3000000 et est réduit à plusieurs divisions à N/6000000.

Dans l'eau distillée j'ai rencontré de très rares divisions.

Les premiers couples constants sont apparus dans mes expériences comme l'indique le tableau (No. 6—7) à N/24000 — leur nombre n'a jamais dépassé dans les expériences spéciales 6 ou 7. A la concentration de N/30000 le nombre des couples a augmenté au peu — mais généralement il n'a pas dépassé le chiffre de 10—12.

Au contraire à la concentration de N/48000 brusquement leur nombre s'éléve.

A cette concentration le $PdCl_4$ est déjà bien favorable à la conjugaison. Les différences entre cette dernière concentration

et les concentrations de N/60000 et N/96000 sont vraiment surprenantes: autant l'intensité de l'épidémie s'est élevée. A la concentration de N/120000 et N/150000 l'épidémie commence très legèrement a diminuer d'intensité. Entre ces deux concentrations il m'était impossible de distinguer les différences. A partir de la concentration N/600000 l'épidémie décroit progressivement jusqu'à N/6000000 où elle est réduite à plusieurs couples dont le nombre ne dépasse pas 10 ou 12.

Dans l'eau distillée comme l'indique le tableau (No. 29—30 I° exp.) j'ai observé deux fois des couples.

Dans cette expérience je n'ai pas observé d'irrégularités considérables — celles qui ont apparu sont indiquées par le tableau.

Vu la constance de l'effet des concentrations comprises entre N/60000 et N/96000 je les considère comme optimum pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum*.

$PtCl_4$. (tab. XXXIV.)

Ce sel très favorable à la conjugaison m'a fourni toujours — dans les concentrations les plus favorables — des épidémies d'intensité bien riche.

Les Paramaecies ne supportent pas une concentration de N/6000 de ce chlorure.

La première concentration supportable — mais non favorable au développement notées dans mes expériences est de N/9000. Au contraire la concentration de N/12000 de $PtCl_4$ est très favorable au développement du *P. caudatum*. En effet à cette concentration très souvent j'ai observé des individus à l'état de division, mais à cette concentration les Paramaecies ne sont pas capables de contracter l'union.

Ces individus à l'état de division sont d'autant plus nombreux — qu'on s'approche d'avantage de N/120000 et N/150000; leur nombre se maintient égal jusqu'à N/600000 puis régulièrement descend en approchant de N/3000000 pour être réduit à de rares individus à l'état de division à N/6000000.

J'ai rencontré les premiers couples à la concentration de N/15000 — mais deux fois seulement — dans tous les autres cas au contraire à cette concentration, les Paramaecies ne pouvaient pas contracter l'union — comme l'indique le tableau (No. 8 I° et II° exp.).

Au contraire à la concentration de N/24000 j'ai observé constamment des couples, mais en quantité faible, leur nombre n'ayant jamais dépassé 10 ou 12.

Les couples ont augmenté très sensiblement et constamment dans mes expériences à la concentration de N/30000. A ce degré il m'est arrivé comme l'indique le tableau d'observer une épidémie de conjugaison d'intensité plus prononcée (No. 12 I° exp.). D'une manière plutôt brusque l'épidémie de conjugaison s'éleve à la concentration de N/48000 et sans différences prononcées se maintient jusqu'à la concentration de N/60000.

Dans les concentrations comprises entre les N/120000 et N/150000 j'ai toujours eu des épidémies de conjugaison d'intensité supérieure à celles obtenues à N/60000.

Les différences entre les concentrations de N/120000 et N/150000 — n'ont pas été visibles.

A N/300000 l'épidémie commence a diminuer d'intentité — et continue a diminuer plutôt d'une manière bien sensible à la concentration de N/600000.

A la concentration de N/1500000 l'épidémie est de beaucoup inférieure par rapport à N/600000 et à N/3000000 et N/6000000 elle est réduite à des rares couples, dont le nombre n'a pas dépassé le chiffre de 10—12. Parmi les irrégularités les plus prononcées je dois citer un cas d'épidémie observé à la concentration de N/3000000 (No. 27 II° exp.) dont l'intensité était égale à peu près à l'épidémie observée à la concentration de N/300000. Les autres irrégularités sont indiquées par le tableau.

Dans l'eau distillée sur quatre cas deux fois j'ai rencontré des couples — comme indique le No. 31 I° et II° exp.

Comme optimum de la concentration de $PtCl_4$ pour la conjugaison du *Paramaecium caudatum* — je considère les concentrations comprises entre les N/120000 et N/150000.

Expériences comparatives des métaux tetravalents.

(tab. XXV.)

Les deux chlorures ont une action sensiblement égale sur la conjugaison.

En effet à la concentration de N/15000 — les $PdCl_4$ et $PtCl_4$ empêchent les Paramaecies de contracter l'union.

A la concentration de N/30000 les différences d'effet ne sont pas visibles.

Il n'y a pas non plus de différences visibles à la concentration de N/48000 entre le $PdCl_4$ et $PtCl_4$. Il semble pourtant qu'à cette concentration la solution de $PdCl_4$ soit plus favorable à la conjugaison

Au contraire la solution de $PdCl_4$ à la concentration de N/60 000 favorise la conjugaison au maximum possible de ce chlorure — le $PtCl_4$ à la même concentration favorise la conjugaison à un degré de beaucoup inférieur.

En effet comme l'indique le tableau les épidémies de conjugaison observées dans la solution de $PtCl_4$ (No. 5—6) à la concentration de N/60 000 sont égales à celles observées dans la solution de $PdCl_4$ à la concentration de N/600 000 (No. 13).

A la concentration de N/96 000 le $PdCl_4$ est encore beaucoup plus favorable à la conjugaison que la solution isotonique de $PtCl_4$.

Le $PtCl_4$ dans la solution de N/96 000 favorise la conjugaison au même degré que le $PdCl_4$ a la concentration de N/120 000.

Au contraire les solutions de $PtCl_4$ aux concentrations de N/120 000 et N/150 000 (optimum) favorisent conjugaison à un degré supérieur aux solutions isotoniques de $PdCl_4$.

Les épidémies rencontrées dans les limites de ces concentrations de la solution de $PtCl_4$ sont un peu inférieurs en intensité à celles obtenues avec la solution $PdCl_4$ dans les limites de concentration de N/60 000 au N/96 000 (optimum).

A la concentration de N/600 000 le $PtCl_4$ favorise la conjugaison à un degré supérieur à $PdCl_4$.

Au contraire à la concentration de N/1 500 000 le $PdCl_4$ et $PtCl_4$ favorisent la conjugaison au même degré — ainsi que les solutions de ces chlorures à une concentration de N/3 000 000.

L'expérience de l'optimum de ces chlorures tabl. XXXVa confirme ces résultats.

En effet — les $PdCl_4$ aux concentration de N/60 000 ou N/96 000 favorisent la conjugaison à un degré supérieur à $PtCl_4$ aux concentrations de N/120 000 à N/150 000.

En se basant sur ces considérations on peut dresser le schema suivant (exp. tab. p. 350).

Chlorures favorisent la conjugaison dans les concentrations optimum au degré indiqué par les signes:

+ + + + (+)	+ + + (+)
$PdCl_4$ N/60 000 N/96 000	$PtCl_4$ N/120 000 N/150 000

h) Associations des sels. (tab. XXXVI.)

J'ai entrepris une série d'expériences associant les divers chlorures entre eux pour voir s'il existe une compensation de l'action conjugative de ces chlorures, comme LOEB pour la toxicité.

Ces expériences ont été faites en suivant la méthode connue.

Comme ces expériences ont été faites pendant les mois très chauds quand la température du laboratoire etait de 25° C les résultats n'ont pas été très net.

En tout cas je les cite brièvement ici et je renvoie au tableau XXXVI.

Je veux m'arrêter ici seulement sur le $HgCl_2$ et $FeCl_3$.

Le $HgCl_2$ à la concentration de N/12000000 associé au NaCl à la concentration de N/1200 (No. 5—6) favorise la conjugaison à un degré supérieur à chaque de chlorures en particulier. (Nr. 1, 2, 3, 4). En règle générale on peut affirmer que les chlorures peu toxiques dans les concentration les plus favorables à la conjugaison associées aux $HgCl_2$ tendent à compenser l'action en certaine manière anticonjugative de ce dernier et favorisent la conjugaison à un degré supérieur à chaque de ces chlorures en particulier (No. 12—13).

Quant à $FeCl_3$, de l'autre coté, plusieurs fois comme l'indique le tableau j'ai eu une complète compensation de l'action conjugative en associant ce chlorure aux autres moins toxiques par ex. NaCl (No. 16). D'autres fois au contraire (No. 17) j'ai observé une épidémie de conjugaison d'intensité prononcée.

De même en associant le LiCl à la concentration de N/1200 avec le $FeCl_3$ à la concentration de N/60000 j'ai observé une fois une complète compensation de l'action conjugative c. a. d. l'absence de couples dans le vase (No. 26) — une autre fois une épidémie de conjugaison d'intensité très prononcée (No. 25).

Vu les conditions non favorables aux expérimentations ces expériences ont été abandonnées.

Il semble pourtant qu'il existe une certaine compensation dans le sens indiqué.

Pour les autres chlorures — comme le montre le tableau — l'effet de l'association a été nul.

V. Discussion générale et conclusions.

Nous avons démontré par une série d'expériences que *Paramaecium caudatum* se conjuguent toujours lorsqu'après avoir traversé un période de disette prolongée de 5 à 6 semaines — les autres conditions nécessaires sont remplies, savoir: le changement brusque de l'équilibre nutritif — (ce qu'on connait depuis Maupas) la température de 9° à 29° C (optimum 20°—23° C) et la composition saline du milieu.

Pour le moment il est impossible de se prononcer sur les phénomenes physiologiques qui s'accomplissent dans l'organisme de Paramaecium sous l'influence de cette disette prolongée.

On peut avoir deux cultures continuatives traitées de la même — façon — dont une est capable de fournir de couples — l'autre non selon quelles derivent respectivement d'une culture qui a passé par un periode de la disette — l'autre — de la riche nourriture fixe. Ils existent donc les influences due à un période passé dans les conditions spéciales, influences que persistent longtemps.

Les mêmes phénomènes probablement se vérifient dans les autres Infusoires avec de différences seulement dans la durée de la disette et il est possible que par la méthode des cultures continuatives on ralentit le phénomène de l'appropriation des individus à la conjugaison. On pourrait peut-être abréger la durée de la disette au moyen de la température. On peut régler le temps de la disette en réglant la quantité de nourriture et suivant laquelle, évidement, on pourra avoir des individus capables de se reconjuguer après 6 semaines, 2, 3 mois etc. et, par conséquence on pourra observer a une telle périodicité de la conjugaison qu'a été observé par Maupas dans son élevage des Infusoirs. Je considére pourtant — le temps de 5—6 semaines comme la limite inférieure effective de la disette pour les Paramaecies.

Dans une culture de disette les Paramaecies conservent longtemps la propriété de se conjuguer, sans dépérir.

Tout le contraire a affirmé Maupas en disant — que les Paramaecies propres à la conjugaison doivent nécessairement contracter l'union s'ils veulent éviter la mort.

Mais lorsqu'on développe une culture continuative d'une culture où les Paramaecies sont appropriés à contracter l'union — on pourra les conserver sans conjugaison dans les cultures continuatives

au moyen de le riche nourriture à la température élevée pendant un temps très longue.

Une fois ces conditions changent, on voit la formation de couples.

Les nombreuses expériences citées dans les tableaux démontrent d'une manière évidente qu'un certain degré de concentration saline favorise la conjugaison — indépendamment des sels employés.

Il existe pourtant des sels qui favorisent la conjugaison d'un degré bien supérieur à d'autres sels — mais il est impossible pour le moment de se prononcer d'une manière décisive sur les lois, qui régissent ces phénomènes. Pour *Spirogyra communis* Benecke a démontré que les sels empêchent la conjugaison, mais il est claire que les résultats obtenus par est auteur — ont une tout autre valeur — parce que les sels ou les substances azotées organiques constituent la nourriture normale des végétaux.

Nous avons démontré en outre — qu'on peut conserver sans conjugaison les Paramaecies aptes à contracter l'union (même quand on réalise la seconde condition — celle du changement de l'équilibre nutritif) au moyen de la concentration élevée du milieu (par ex. pour le NaCl les concentrations de N/15 à N/30 Tab. V. No. 2—5).

Les mêmes effets peuvent être obtenus au moyen de la température élevée. Mais en changeant ces conditions (cela veut dire en diluant la solution ou bien en abaissant la température, on obtient tout de suite de couples. Cela exclus, d'une manière évidente, que la concentration ou la température produisent une sorte de la parthenogénèse expérimentale — parce que dans ce cas on devrait avoir la reconstitution de toutes les forces fonctionelles de la cellule — et rendre les Paramaecies inconjugables.

En conclusion nous pouvons dire que *Paramaecium caudatum*:

I° sont toujours aptes à se conjuguer lorsqu'ils ont traversé un période de 5 à 6 semaines de disette*); et

II° ils se conjuguent toujours lorsque:

1° a lieu un changement brusque de l'équilibre nutritif dans le sens de diminuition de la nourriture;

2° la température se maintient dans les limites de 9° à 29° C. (optimum de 20° à 23° C) et

3° la composition chimique du milieu satisfait aux certaines conditions (voir schema à la p. 349).[1])

*) Les mêmes expériences vérifiées 4 mois plut tard — m'ont confirmé parfaitement les résultats suscités.

[1]) Den Annahmen von Maupas, R. Hertwig und seinen Schülern, Calkins und vielen anderen Gelehrten, die Bedingungen der Conjugation der Infusorien be-

— En effet j'établis que la conjugaison a lieu lorsque le liquide cultural contient des sels dans de concentrations

---

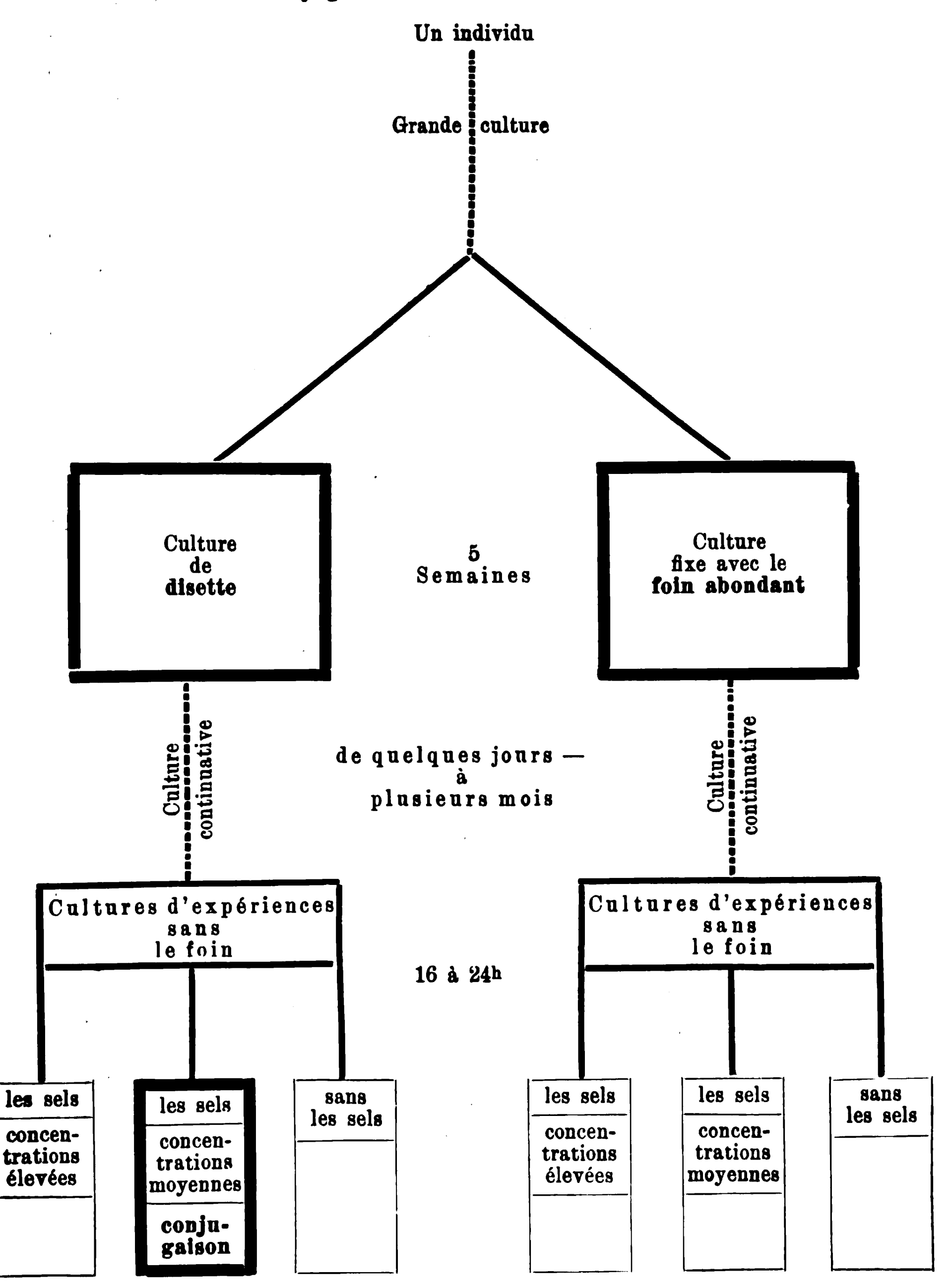
treffend, widersprachen oft meine Untersuchungen. Man glaubte im allgemeinen, daß innere Ursachen die Conjugation bestimmen mußten. Ich bewies dagegen, daß alle vermutete Bedingungen (agamische Teilungen, Nichtverwandtschaft der Individuen, usw.) keine Bedeutung besitzen, und die Conjugation von äußeren Lebensbedingungen bestimmt wird (Nahrungsbedingungen, Dicke der Flüssigkeit, saline Zusammensetzung usw.). Es blieb aber noch etwas übrig: in der Tat, konnten meine Ergebnisse bis jetzt nicht erklären, warum manchmal Epidemien von Conjugationen nach vielen unglücklichen Versuchen erscheinen, ohne daß man die äußeren Lebensbedingungen wesentlich verändert hatte. Es blieb ein Widerspruch zwischen der Reaktion der Tiere gegen die äußeren bekannten Bedingungen, so daß sie z. B. in ein paar Tagen in Conjugation eintraten, — und der allgemeinen Erfahrung, welche noch für eine geheimnisvolle Eigenschaft der Tiere sprach.

Nun glaube ich, daß dieser Widerspruch durch die hier veröffentlichten Versuche Zweibaum's entfernt ist. Nun wird tatsächlich bewiesen, daß, unabhängig von den augenblicklichen äußeren Bedingungen, Infusorien existieren, die conjugationsfähig sind oder nicht; daß eine Vorbereitung zu der Conjugation, mindestens bei *Paramaecium*, existieren kann. Also, für diejenigen welche die Conjugation sprungweislich erscheinen sahen, und wegen dieser Beobachtung meine vorigen Ergebnisse nicht annehmen wollten, ist gewiß das jetzige Ergebnis, und die Annahme von meiner Seite einer Vorbereitung zu der Conjugation, froh zu begrüßen. Von meiner Seite aber muß ich noch einmal betonen, daß ich immer die Existenz eines Lebenszyklus bei Infusorien geleugnet habe, und von inneren Faktoren, welche unabhängig von äußeren Bedingungen, die Fähigkeit oder Unfähigkeit zu der Conjugation und die Notwendigkeit derselben verursachen. Es ist wahr daß ich bis jetzt den Einfluß von äußeren Faktoren studiert habe, die eine kurze Dauer besaßen. Dieses verhindert aber in keiner Weise, daß das heutige Ergebnis mit meinen schon seit vielen Jahren ausgesprochenen Meinungen vollständig übereinstimmt. Es handelt sich auch nun um eine äußere Lebensbedingung, die einen conjugativen oder anticonjugativen Einfluß ausübt. Natürlich, wenn ich von äußeren Faktoren, oder Bedingungen, oder Ursachen spreche, will ich nicht sagen, daß die Salze oder die Nahrungsstoffe es sind, die sich conjugieren! Die Conjugation ist eine Eigenschaft der Infusorien, wie der Organismen im allgemeinen, und unsere äußeren Mittel besitzen nur die Fähigkeit, sie zu erlauben oder zu verhindern. Das ist selbstverständlich. Ich will nicht mit Salzen Conjugationen machen, sondern mit Infusorien in Salzlösungen. Nun besitzt das heutige Ergebnis genau dieselbe allgemeine Bedeutung wie die vorigen, wir haben nun noch eine äußere ganz bestimmte Lebensbedingung vor uns, die die Paramaecien conjugationsfähig macht, und eine andere die die entgegengesetzte Eigenschaft besitzt — ganz unabhängig von den vorigen Lebensbedingungen und von dem Stadium in einem von den anderen Autoren, nicht von mir, vermuteten Lebenszyklus. Der Begriff eines solchen wird also noch weiter entfernt, da wir nun auch die Möglichkeit besitzen nach vorigen verschiedenen äußeren Wirkungen, zwei Paramaecienfamilien monatelang in gleicher Weise zu kultivieren, deren eine conjugationsfähig bleibt, die andere conjugationsunfähig. Paolo Enriques

Sels	No. de tableaux	Les concentrations favorables au développement mais dans lesquelles les Paramaecies ne se conjuguent pas	No. d'ordre	Optimum de la concentration pour la conjugaison.	No. d'ordre	Intensité de l'épidémie de conjugaison à la concentration de l'optimum	No. de tableaux et d'ordre
NaFl	IV	N/240	3—4	N/6000	13—14	+ + + + (+)	XIII a 1—2
NaCl	V	N/15—N/30	2—5	N/1200	14—15	+ + + +	„ 3—4
NaBr	VI	N/15—N/30	3—6	N/1200	15—16	+ + +	„ 5—6
NaI	VII	N/15—N/60	2—6	N/1200	13—14	+	„ 7—8
$NaNo_3$	IX	N/15—N/30	3—6	N/1200	15—16	+ + + + + +	„ 9—10
Na_2Co_3	X	N/600	2—3	N/24 000—N/36 000	16—19	+ + + + + +	„ 11—12
Na_2So_4	XI	N/15—N/30	2—3	N/6000	15—16	+ + + + (+)	„ 13—14
Na_3PO_4	XII	N/60—N/120	2—5	N/2400	14—15	+ + + + (+)	„ 15—16
LiCl	XIV	N/15—N/60	2—7	N/1200—N/2400	14—17	+ + + +	XIX a 1—2
KCl	XV	N/15—N/30	2—5	N/3600—N/4800	16—19	+ + + +	„ 5—6
RbCl	XVI	N/30—N/60	2—5	N/3600—N/4800	16—19	+ + + +	„ 7—8
CsCl	XVII	N/60—N/120	3—6	N/4800	15—16	+ + +	„ 9—10
NH_4Cl	XVIII	N/30—N/120	2—7	N/4800—N/6000	16—19	+ + + +	„ 11—12
$MgCl_2$	XX	N/30—N/60	3—6	N/1800—N/2400	17—20	+ + + + +	XXV a 1—2
$CaCl_2$	XXI	N/30—N/60	3—6	N/1800—N/2400	13—16	+ + + + +	„ 3—4
$SrCl_2$	XXII	N/60—N/120	3—4	N/3600	17—18	+ + + +	„ 5—6
$BaCl_2$	XXIII	N/240—N/600	7—9	N/6000	19—20	+ + + +	„ 7—8
$HgCl_2$	XXIV	N/480 000—N/2 400 000	2—8	N/12 000 000—N/48 000 000	11—16	+ + (+ +)?	„ 9—10
$AlCl_3$	XXVI	N/4800—N/6000	2—4	N/24 000—N/48 000	9—12	+ + + + + + +	XXVIII a 1—4
$AuCl_3$	XXVII	N/12 000—N/24 000	3—6	N/240 000	15—16	+ + + + + (+)	„ 5—6
$NiCl_2$	XXIX	N/18 000—N/48 000	3—10	N/240 000—N/360 000	17—20	+ + + (+)	XXXII a 1—2
$CoCl_2$	XXX	N/1800—N/12 000	2—10	N/48 000—N/60 000	17—20	+ + + + (+)	„ 3—4
$FeCl_3$	XXXI	N/4800—N/6000	3—5	N/48 000—N/60 000	13—16	+ + + + + +	„ 5—6
$PdCl_4$	XXXIII	N/12 000—N/15 000	2—5	N/60 000—N/96 000	12—15	+ + + + (+)	XXXV a 1—4
$PtCl_4$	XXXIV	N/12 000	5—6	N/120 000—N/150 000	17—20	+ + + (+)	„ 5—8

Schema:

Conjugaison du *Paramaecium caudatum.*



comprises entre les limites déterminés, ou bien du glucose; peut-être même la fonction des sels pourra être remplacée par des autres substances organiques; —

— que les concentrations élevées empêchent aux Paramaecies de se conjuguer — même dans les limites qui sont trés favorables au développement de ces Infusoires;

— qu'il existe pour la conjugaison un optimum de concentration déterminé pour chaque sel.

Les composés halogènes de Na favorisent la conjugaison d'autant mieux que leur poids moléculaire est moins élevé; les plus intenses épidémies de conjugaison j'avais eu dans les solutions de $AlCl_3$.

Le $HgCl_2$ même dans les solutions excesivement diluées (par ex. 1/4 de mgr. par 10 litres d'eau environs) peut quelque fois favoriser la conjugaison d'une manière très intense.

Les conclusions particulières de tous les sels expérimentes sont contenues dans le tableau de la page 348.

Qu'il me soit permis d'exprimer ici à M^r le Prof. P. Enriques ma profonde gratitude pour les conseils précieux, qu'il a bien voulu me donner — ainsi que pour l'intérêt bienveillant, qu'il a porté à mon travail.

Bologna, Istituto Zoologico, Juillet 1911.

Explication des tableaux.

Dans chacune expérience les signes + indiquent l'intensité de l'épidémie de conjugaison.

1) *Morts* — indique que les Infusoires ne supportent pas la respective concentration.

2) *rien* — indique les respectives concentrations favorables au développement de Paramaecies mais empêchant aux celles-ci de contracter l'union.

3) Les *chiffres 1—10* indiquent le nombre de couples.

4) *Conjug.* .... indique le nombre de couples dépassant un peu une dizaine.

5) Un signe + indique le nombre de couples dépassant une 15.

6) Les 7 signes + indiquent une épidémie de conjugaison presque entière.

Les signes intermediaires entre un + et 7 „+“ sont faciles à comprendre.

Bibliographie.[1]

1901 Sand, R.: Action thérapeutique de l'As., Quinine, Fer et de l'alcool sur les Infusoires Ciliés. Bruxelles Tr. de l'Institut de Therapie de l'Univ.

1903 Mitrophanow, P.: Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramaecies. Arch. Zool. Exp. Gén. 4 Serie T. I p. 411—434.

1905 Versluys, I.: Über die Conjugation der Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 26 p. 46—62.

1906 Pearl, R.: A biometrical study of conjugation in Paramaecium. Proc. Roy. Soc. (B.) V. 77 p. 377—383.

1907 Enriques, P.: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 288—293.

1908 Nowikoff, M.: Über die Wirkung des Schilddrüsenextrakts und einiger anderer Organstoffe auf Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 Heft 2—3 p. 309—325.

1909 Popoff, M.: Expérimentelle Zellstudien. Über die Zellgröße, ihre Fixierung und Vererbung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 Heft 2 p. 124—178.

„ —: Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4 u. 5 Heft 1 p. 1—40.

„ Rautmann, H.: Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Experimentelle Untersuchung an Paramaecium caudatum. I. Teil. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 Heft 2 p. 124—178.

1910 Khainsky, A.: Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien. Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 Heft 1 p. 1—53.

„ Erdmann, Rh.: Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba Diploidea. Festschr. f. R. Hertwig Bd. 1 p. 325—348.

„ Estebrook, A. H.: The effects of chemical on growth in Paramaecium. Journ. Exp. Zoöl. Vol. 8 No. 4 p. 489—534.

„ Matheny. W. A.: Effects of Alcool on the life cycle of Paramaecium. Journ. Exp. Zoöl. Vol. 8 No. 2 p. 193—206.

„ Enriques, P.: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. III. Azioni dei sali sulle epidemie di coniugazioni nel Cryptochilum nigricans. Memoire R. Acc. Sc. Bologna Serie VI 1908—1909 p. 463—500.

„ —: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. IV. Trattazione critica delle piu importanti questioni. Mem. R. Acc. Sc. Bologna Serie VI T. VII 1909—1910 p. 161—198.

1911 Jennings, H. S.: What condition induce conjugation in Paramaecium? Journ. Exp. Zoöl. Vol. 9 No. 2 p. 279—299.

„ Jennings, H. S. and George T. Hargitt: Characteristics of the diverse Races of Paramaecium. Extrait de Journ. of Morfol. Vol. 21 No. 4 p. 495—561.

„ Woodruff, L. L.: Two Thousand Generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 Heft 3 p. 263—266.

„ —: The effet of Excretion Products of Paramaecium on Its Rate of Reproduction. Journ. Exp. Zoöl. Vol 10 No. 4 p. 559—581.

[1] Pour les principaux travaux paru jusqu'à 1907 consulter.

Tableau IV. NaFl.

No.	Concentrations	1° expérience			2°		
		Jours 1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/120	morts	. . . .		morts	. . . . . .	
2	„	„	. . . .		„	. . . . . .	
3	N/240	rien	rien		rien	rien	
4	„	„	„		„	„	
5	N/600	6—7 c	conjug.		4—5 c	conjug.	
6	„	conjug.	conjug.		conjug.	6—7 c	
7	N/1200	+	++		+	++	
8	„	+	+++		++	+++	
9	N/2400	++	+++		++	+++	
10	„	+++	+++		+++	+	
11	N/4800	+++	+++		+++	++++	
12	„	++++	+++		+	+++	
13	N/6000	+++	++++++		++++	++++	
14	„	++++	++++		++++++	++++	
15	N/12 000	+++	+++		++	+++	
16	„	++	++++	absence de couples.	+++	++++	absence de couples.
17	N/24 000	+++	++++		+++	++	
18	„	+	+++		++	+++	
19	N/60 000	++	++		++	++	
20	„	++	++++++		+	++	
21	N/120 000	conjug.	++		+	++	
22	„	+	++		++	conjug.	
23	N/240 000	conjug.	+		+++	++	
24	„	+	+		++	+	
25	N/600 000	+	conjug.		conjug.	conjug.	
26	„	+	+		+	conjug.	
27	N/1 200 000	conjug.	6—7 c		conjug.	conjug.	
28	„	conjug.	+		conjug.	6—7 c	
29	N/2 400 000	conjug.	5—6 c		conjug.	3—4 c	
30	„	conjug.	6—7 c		rien	6—7 c	
31	H_2O	3—4 c	rien		rien	3—4 c	
32	„	1—2 c	„		„	6—7 c	

Explication tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau V. NaCl.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	1° exp. 3° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h	2° 3° matin 9 h	3° 1° matin 9 h	3° 1° soir 3 h	3° 2° matin 9 h	3° 3° matin 9 h
1	N/7,5	morts	. . . . . .	. . . . . .	. . . . . .	morts	. . . . . .	. . . . . .	. . . . . .	morts	. . . . . .	. . . . . .	. . . . . .
2	N/15	rien	rien	rien	rien	rien	id.	id.	id.	rien	id.	id.	id
3	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"
4	N/30	rien	id.	id.	id.	rien	id.	id.	id.	rien	id.	id.	id.
5	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"
6	N/60	rien	id.	id.	id.	conjug.	rien	id.	id.	rien	conjug.	5—6 c	"
7	"	"	"	"	"	6—7 c	8—9 c	2—3 c	"	3—4 c	7—8 c	rien	"
8	N/120	rien	rien	+	"	+	++	conjug.	"	rien	conjug.	+	"
9	"	"	"	conjug.	"	+	+	++	"	+	++	conjug.	"
10	N/240	rien	rien	+	"	++	+++	++	"	++	+++	+	"
11	"	"	5—6 c	+	"	conjug.	+	++	"	+	++	++	"
12	N/600	rien	conjug.	++	"	+++	+++	++	conjug.	+++	++++	++	"
13	"	"	+	++	"	+++	+++	+	conjug	++	+++	+	"
14	N/1200	+	++	+++	+	++++	+++++	+++	3—4 c	++++	++++	++	conjug.
15	"	+	+	++	+	+++	++++	++	2—3 c	+++	+++++	+++	rien
16	N/1800	+	+	++	+	++++	+++	++	rien	+++	+++	++	"
17	"	conjug.	+	++	+	+++	+++	+	"	++	+++	++	"
18	N/2400	conjug.	+	++	+	+++	++	+	conjug.	++	++++	+	"
19	"	rien	conjug.	+	rien	+	+++	++	rien	++	+++	++	"
20	N/3600	rien	rien	rien	"	+	++	+	"	+	++	+	"
21	"	"	"	+	conjug.	conjug.	+	+	"	conjug.	+	conjug.	"
22	N/4800	rien	id	+	rien	+	++	+	"	+	++	conjug.	"
23	"	"	"	rien	"	+	++	conjug.	"	+	++	conjug.	"
24	N/6000	rien	id.	conjug.	"	conjug.	+	+	"	+	+++	5—6 c	"
25	"	"	"	rien	"	+	+	conjug.	"	conjug.	++	conjug.	"
26	N/12 000	rien	id.	id.	"	conjug.	conjug.	+	"	conjug.	conjug.	rien	"
27	"	"	"	conjug.	"	conjug.	+	conjug.	"	conjug.	conjug.	rien	"
28	N/24 000	rien	id.	+	conjug.	5—6 c	+	conjug.	conjug.	conjug.	7—8 c	rien	"
29	"	"	"	rien	conjug.	3—4 c	conjug.	+	rien	6—7 c	+	conjug.	"
30	N/60 000	rien	id.	conjug.	rien	7—8 c	conjug.	conjug.	5—6 c	3—4 c	6—7 c	conjug.	"
31	"	"	"	conjug.	5—6 c	conjug.	+	3—4	rien	2—3 c	conjug.	3—4 c	"
32	N/120 000	rien	id.	rien	conjug.	rien	3—4 c	conjug.	"	rien	5—6 c	rien	"
33	H_2O	rien	id.	"	rien	rien	rien	rien	"	"	5—6 c	"	"
34	"	"	"	"	"	"	5—6 c	"	"	"	rien	"	"

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau VI. NaBr.

No.	Concentrations	1° exp.				2°				3°			
		Jours 1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
1	N/7,5	morts	. . . . .	. . . . .	absence de couples	morts	. . . . .	. . . . .	absence de couples	. . . . .	. . . . .	. . . . .	absence de couples
2	"	morts	. . . . .	. . . . .		. . . . .	. . . . .	. . . . .		. . . . .	. . . . .	. . . . .	
3	N/15	rien	id.	id.		rien	rien	id.		rien	id.	id.	
4	"	"	"	"		"	"	"		"	"	"	
5	N/30	rien	3—4 c	rien		5—6 c	2—3	"		"	"	"	
6	"	2—3 c	4—5 c	2—3 c		rien	rien	"		"	"	"	
7	N/60	8—9 c	conjug.	rien		conjug.	4—5 c	"		"	3—4 c	2—3 c	
8	"	6—7 c	conjug.	3—4 c		3—4 c	6—7 c	"		6—7 c	conjug.	3—4 c	
9	N/120	conjug.	+	conjug.		conjug.	conjug.	6—7 c		8—9 c	conjug.	5—6 c	
10	"	+	+	5—6 c		+	conjug.	3—4 c		+	+	3—4 c	
11	N/240	++	++	3—4 c		+	++	conjug.		++	+	+	
12	"	+	+	conjug.		++	conjug.	3—4 c		+	++	conjug.	
13	N/600	3—4 c	7—8 c	2—3 c		++	++	+		++	++	+	
14	"	+	++	+		+	++	+		+	++	+	
15	**N/1200**	+++	+++	+		++++	+++	+		+++	++++	++	
16	"	++	++++	+		++	+++	**conjug.**		++	+++	+	
17	N/2400	++	++	+		++	+	+		++	+++	+	
18	"	+	++	conjug.		+	++	conjug.		+	++	conjug.	
19	N/4800	+	+	conjug.		+	+	+		+	++	rien	
20	"	++	+	5—6 c		+	conjug.	conjug.		+	+	5—6 c	
21	N/6000	+	+	+		+	+	conjug.		conjug.	++	+	
22	"	conjug.	conjug.	5—6 c		conjug.	conjug.	3—4 c		+	+	conjug.	
23	N/12 000	+	+++	rien		conjug.	6—7 c	2—3 c		conjug.	conjug.	5—6 c	
24	"	conjug.	+	3—4 c		conjug.	conjug.	conjug.		3—4 c	+	rien	
25	N/24 000	conjug.	+	5—6 c		+	conjug.	conjug.		conjug.	conjug.	rien	
26	"	+	conjug.	rien		+	conjug.	5—6 c		5—6 c	conjug.	conjug.	
27	N/60 000	6—7 c	3—4 c	conjug.		3—4 c	conjug.	5—6 c		4—5 c	6—7 c	3—4 c	
28	"	2—3 c	5—6 c	3—4 c		1—2 c	4—5 c	conjug.		rien	5—6 c	rien	
29	N/120 000	3—4 c	4—5 c	2—3 c		2—3 c	conjug.	rien		conjug.	3—4 c	rien	
30	"	1—2 c	5—6 c	3—4 c		rien	3—4 c	"		2—3 c	5—6 c	"	
31	H_2O	rien	rien	rien		3—4 c	rien	id.		rien	4—5 c	rien	
32	"	"	"	"		rien	"	"		"	"	"	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau VII. NaI.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	1° exp. 3°	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 5 h	2° 2° matin 9 h	2° 3°	3° 1° matin 9 h	3° 1° soir 3 h	3° 2° matin 9 h	3° 3°
1	N/7,5	morts	......	......	absence de couples	morts	......	......	absence de couples	morts	......	......	absence de couples
2	N/15	rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien	
3	N/30	„	„	„		„	„	„		„	„	„	
4	„	„	„	„		„	„	„		„	„	„	
5	N/60	rien	3—4 c	„		rien	„	„		„	„	„	
6	„	1—2 c	rien	„		„	„	„		„	„	„	
7	N/120	1—2 c	3—4 c	„		„	„	„		2—3 c	rien	„	
8	„	2—3 c	4—5 c	„		„	2—3 c	„		3—4 c	„	„	
9	N/240	1—2 c	3—4 c	„		„	4—5	„		6—7 c	4—5 c	„	
10	„	rien	2—3 c	3—4 c		1—2 c	3—4 c	„		4—5	3—4 c	„	
11	N/600	„	3—4 c	5—6 c		rien	4—5 c	„		7—8	conjug.	„	
12	„	„	5—6 c	8—9 c		5—6 c	5—6 c	„		7—8 c	9—10	„	
13	N/1200	1—2 c	5—6 c	7—8 c		**conjug.**	+	5—6 c		**conjug.**	+ +	„	
14	„	+	**conjug.**	8—9 c		7—8 c	**conjug.**	**conjug.**		+	+ +	3—4 c	
15	N/2400	rien	2—3 c	4—5 c		conjug.	+	2—3 c		+	conjug.	rien	
16	„	„	„	3—4 c		5—6 c	conjug.	3—4 c		7—8 c	4—5 c	„	
17	N/4800	„	2—3 c	7—8 c		2—3 c	4—5 c	rien		9—10 c	7—8 c	„	
18	„	„	rien	3—4 c		4—5 c	6—7 c	2—3 c		5—6 c	3—4 c	„	
19	N/6000	„	1—2 c	3—4 c		7—8 c	8—9 c	3—4 c		7—8 c	4—5 c	„	
20	„	„	rien	4—5 c		4—5 c	5—6 c	rien		9—10 c	7—8 c	„	
21	N/12000	2—3 c	4—5 c	7—8 c		6—7 c	6—7 c	2—3 c		4—5 c	6—7 c	„	
22	„	rien	2—3 c	5—6 c		7—8 c	4—5 c	rien		7—8 c	4—5 c	„	
23	N/24000	„	2—3 c	5—6 c		5—6 c	7—8 c	3—4 c		5—6 c	6—7	2—3 c	
24	„	„	3—4 c	7—8 c		3—4 c	conjug.	rien		8—9 c	3—4 c	rien	
25	N/60000	„	rien	2—3 c		8—9 c	7—8 c	„		3—4 c	2—3 c	„	
26	„	„	„	3—4 c		5—6 c	4—5 c	„		4—5 c	7—8 c	„	
27	N/120000	„	„	3—4 c		2—3	rien	„		8—9 c	5—6 c	„	
28	„	„	„	4—5 c		5—6 c	3—4 c	„		3—4 c	5—6 c	„	
29	N/240000	„	„	3—4 c		1—2 c	5—6 c	„		2—3 c	3—4 c	„	
30	„	„	„	2—3 c		2—3 c	3—4 c	„		2—3 c	1—2 c	„	
31	N/600000	3—4 c	3—4 c	rien		4—5	4—5	„		5—6	rien	„	
32	„	rien	rien	„		3—4 c	3—4	„		4—5	„	„	
33	H_2O	rien	„	„		3—4 c	6—7 c	„		3—4 c	5—6	„	
34	„	„	„	„		2—3 c	rien	„		rien	rien	„	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau VIII.
Expériences comparatives de NaFl—NaCl—NaBr—NaI.
1° expérience.

No.	Concentrations	NaFl			NaCl			NaBr			● NaI		
		Jours 1°		2°	1°		2°	1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/15	....	....	....	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien
2	„	....	....	....	„	„	„	„	„	„	„	„	„
3	N/60	....	....	....	8—9 c	5—6 c	rien	5—6 c	5—6 c	rien	5—6 c	3—4 c	rien
4	„	....	....	....	5—6 c	6—7 c	„	7—8 c	4—5	„	2—3 c	4—5 c	„
5	N/120	morts	....	....	+	+	rien	+	8—9	rien	3—4	6—7	rien
6	„	id.	....	....	++	++	„	conjug.	+	„	rien	conjug.	„
7	N/1200	++	+++	rien	++++	+++	rien	++	++	rien	6—7 c	**conjug.**	rien
8	„	+++	++	„	++++	++++	„	+++	++	„	**conjug.**	+	„
9	N/6000	+++++	++++	rien	+++	++	rien	++	++	rien	conjug.	5—6 c	rien
10	„	++++	++++	„	+++	+++	„	++	+	„	6—7 c	conjug.	„
11	N/12 000	++++	+++	rien	++	+	rien	9—10 c	conjug.	rien	3—5 c	8—9 c	rien
12	„	+++	++	„	+++	++	„	conjug.	8—9 c	„	4—5 c	5—6 c	„
13	N/120 000	++	++	rien	conjug.	conjug.	rien	5—6 c	conjug.	rien	4—5 c	6—7 c	rien
14	„	+	++	„	+	conjug.	„	6—7 c	6—7 c	„	2—3 c	4—5 c	„
15	H_2O	3 couples	5—6 c	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	4—5 c	rien
16	„	rien	rien	„	„	„	„	3—4 c	„	„	„	rien	„

2 ° expérience.

No.	Concentrations	NaFl			NaCl			NaBr			NaI		
		Jours 1°		2°	1°		2°	1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/15	. . . .	. . . .	. . . .	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien
2	„	. . . .	. . . .	. . . .	„	„	„	„	„	„	„	„	„
3	N/60	. . . .	. . . .	. . . .	6—7 c	4—5 c	rien	4—5 c	6—7 c	rien	5—6 c	3—4 c	rien
4	„	. . . .	. . . .	. . . .	conjug.	6—7 c	„	6—7 c	6—7 c	„	6—7 c	3—4 c	„
5	N/120	morts	. . . .	. . . .	++	+	rien	+	conjug.	rien	conjug.	conjug.	rien
6	„	id.	. . . .	. . . .	++	++	„	conjug.	8—9 c	„	6—7 c	conjug.	„
7	**N/1200**	+++	++	rien	++++	++++	rien	++	+++	rien	+	++	rien
8	„	+++	++	„	++++	+++++	„	+++	++	„	**conjug.**	+	„
9	**N/6000**	++++	+++	rien	+++	+++	rien	+	++	rien	conjug.	conjug.	rien
10	„	+++	+++++	„	+++	++	„	++	++	„	conjug.	6—7 c	„
11	N/12 000	+++	+++	rien	+++	++	rien	conjug.	conjug.	rien	8—9 c	6—7 c	rien
12	„	++++	+++	„	++	+	„	+	conjug.	„	7—8 c	conjug.	„
13	N/120 000	++	+++	rien	conjug.	conjug.	rien	7—8 c	5—6 c	rien	6—7 c	8—9 c	rien
14	„	conjug.	+	„	conjug.	8—9 c	„	conjug.	4—5 c	„	5—6 c	3—4 c	„
15	H_2O	rien	rien	rien	4—5 c	rien	rien	rien	rien	rien	**conjug.**	rien	rien
16	„	„	„	„	2—3 c	4—5 c	„	4—5 c	3—4 c	„	rien	„	„

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau VIII a.

Expériences comparatives des optimum de composés halogénes de Na.

No.	Sels	1° exp.			2°		
		Jours 1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9
1	NaFl N/6000	++++	++++	+	+++++	++++	+
2	"	+++++	+++++	conjug.	++++	++++	++
3	NaCl N/1200	++++	++++	+	+++	++++	+
4	"	+++	++++	+	+++	+++	+
5	NaBr N/1200	+++	+++	+	++	+++	6—7 c
6	"	++	++	+	+++	++	conjug.
7	NaI N/1200	+	+	5—6 c	conjug.	+	3—4 c
8	"	+	conjug.	3—4 c	+	+	5—6 c
9	H_2O	rien	rien	rien	rien	rien	rien

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau IX. $NaNO_3$

No.	Concen-trations	1° exp.				2°				3°			
		Jours 1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
1	N/7,5	morts	....	......		morts	....	......		morts	....	......	
2	"	"	....	......		"	....	......		"	....	......	
3	N/15	rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien	
4	"	"	"	"		"	"	"		"	"	"	
5	N/30	"	"	3—4 c		"	"	"		"	"	"	
6	"	"	"	"		"	"	"		"	"	"	
7	N/60	3—4 c	5—6 c	2—3 c		2—3	5—6 c	3—4 c		6—7 c	3—4 c	2—3 c	
8	"	5—6 c	3—4 c	1—2 c		3—4 c	conjug.	2—3 c		2—3 c	5—6 c	1—2 c	
9	N/120	conjug.	++	rien		+	++	+		++	+	conjug.	
10	"	++	+++	"		+	+	conjug.		+	+	+	
11	N/240	+++	+++	+		+	+++	+		+++	+++	+	
12	"	+++	++	5–6 c		+++	++	+		++	+++	conjug.	
13	N/600	+++	+++	+		+++	+++	conjug.		++++	+++	+	
14	"	++	++++	++		++++	++++	++		+++	+++	++	
15	**N/1200**	+++++	+++++	++	absence de couples	++++++	++++++	**rien**	absence de couples	+++++	++++++	+	absence de couples
16	"	++++++	++++++	++		+++++	++++++	**conjug.**		++++++	++++++	**conjug.**	
17	N/2400	++++	++++++	++		+++++	+++++	3—4 c		++++++	+++++	5—6 c	
18	"	+++	++++++	+		++++	+++	+		+++++	++++	conjug.	
19	N/4800	+++	++++	+		+++	++++	+		++++	+++	5—6 c	
20	"	++	++++	+		++	+++	conjug.		+++	++++	2—3 c	
21	N/6000	++++	++++	conjug.		++++	+++	+		+++	++++++	rien	
22	"	+++++	+++	+		+++	+++	+		++++	+++	"	
23	N/12000	+++	++	rien		+++	++	+		+++	+++	5—6 c	
24	"	+++	++	3—4 c		++	+++	conjug.		++	+++	2—3 c	
25	N/24000	+++	++	3—4 c		++	+++	5—6 c		+++	++	2—3 c	
26	"	++	++	2—3 c		+	++	conjug.		++	+++	3—4 c	
27	N/60000	+++	+	2—3 c		++	+++	2—3 c		++	++	rien	
28	"	++++	++	rien		++	++	5–6 c		+	++	"	
29	N/120000	++	++	1—2 c		++	+	3—4 c		++	+	"	
30	"	+	+	2—3 c		+++	+	3—4 c		+	conjug.	1—2 c	
31	N/240000	+	conjug.	3—4 c		++	conjug.	conjug.		+	conjug.	2—3	
32	N/600000	+++	++	2—3 c		+	conjug.	5—6 c		4—5 c	6—7 c	conjug.	
33	H_2O	+	**conjug.**	**conjug.**		rien	rien	rien		rien	rien	rien	
34	"	3–4 c	6—7 c	rien		3—4 c	"	"		"	"	"	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau X. Na_2CO_3.[1])

No.	Concentrations	1° expérience			2°			3°		
		Jours 1°		2°	1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/480	morts	. . . . . .		morts	. . . .		morts	. . . .	
2	N/600	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien
3	„	„	„	„	„	„	„	„	„	„
4	N/900	conjug.	5—6 c	„	5—6 c	„	„	conjug.	conjug.	„
5	„	4—5 c	7—8 c	„	conjug.	7—8 c	„	6—7 c	3—4 c	„
6	N/1800	conjug.	conjug.	„	+	conjug.	„	+	conjug.	„
7	„	+	+	„	+	+	„	conjug.	+	„
8	N/2400	++	+	„	conjug.	++	2—3 c	++	+	„
9	„	+	++	„	conjug.	+	3—4 c	+	++	„
10	N/3600	++	++	„	++	+	conjug.	++	+++	„
11	„	+++	++	„	++	+++	3—4 c	+++	+++	„
12	N/6000	++++	+++	„	3—4 c	conjug.	3—4 c	+++	+	„
13	„	++++	+++	„	++++	+++	2—3 c	+++	++++	„
14	N/18 000	+++	++++	„	+++	++++	5—6 c	++++	+++++	„
15	„	++++	+++	„	++++	+++	rien	+++++	+++	„
16	N/24 000	+++++	++++	„	+++++	+++++	„	++++++	+++++++	„
17	„	++++	+++	„	+++++	+++++++	„	++++++	+++++	„
18	N/36 000	++++	++++	„	+++++	++++++	„	+++++	++++++	„
19	„	+++++	++++	„	++++++	++++++	„	+++++++	++++++	„
20	N/60 000	++++	+++	„	++++	+++++	„	++++	+++++	„
21	„	+++	++	„	+++++	+++++	„	+++++	+++++	„
22	N/96 000	+++	++++	„	++++++	+++++	2—3 c	++++	+++	„
23	„	+++	++	„	+++++	++++	rien	++++	++++	„
24	N/180 000	+++++	+++	„	+++	+++	conjug.	+++	++	„
25	„	++++	+++	„	+++	++++	2—3 c	++	+++	„
26	N/240 000	++	+++	„	++++	+++	rien	++	+++	„
27	„	+++	++	„	+++	++	„	++	++	„
28	N/360 000	+	++	„	+++	+++	+	++	+	„
29	„	++	++	„	++	+	conjug.	+++	+	„
30	N/600 000	+	+	„	++	+	5—6 c	+	++	„
31	„	++	+	„	+	+	7—8 c	+	5—6 c	„
32	N/1 200 000	conjug.	conjug.	„	conjug.	+	3—4 c	3—4 c	conjug.	„
33	H_2O	**conjug.**	3—4 c	„	4—5 c	rien	rien	3—4 c	rien	„
34	„	rien	rien	„	**conjug.**	2—3 c	„	rien	„	„

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

[1]) Pour le but de ce travail on a pris toujours comme solution normale de chaque sel le poids moléculaire dissout dans un litre — comme dans le mémoire III de M. ENRIQUES.

Tableau XI.

Na_2SO_4.

No.	Concentrations	1° expérience			2° expérience		
		Jours 1°		2°	Jours 1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/7,5	morts	. . . .		morts	. . . .	
2	N/15	rien	rien		rien	rien	
3	N/30	rien	rien		rien	rien	
4	N/60	1—2 c	6—7 c		2—3 c	5—6 c	
5	N/180	4—5 c	4—5 c		conjug.	6—7 c	
6	„	2—3 c	5—6 c		3—4 c	conjug.	
7	N/360	+	++		+	+	
8	„	++	++		+	++	
9	N/600	++	++		+	++	
10	„	+++	++		++	+++	
11	N/1800	+++	+++		+++	++	
12	„	++	+++		+++	+++	
13	N/3600	++++	+++		+++	++++	
14	„	+++	++++		++	++++	
15	N/6000	++++++	+++++	absence de couples	++++++	++++++	absence de couples
16	„	+++	++++++		++++++	++++++	
17	N/18000	++++	++++		+++	++++	
18	„	+++	+++++		++++	+++	
19	N/60000	+++	++		+++	++++++	
20	„	++++	+++		+++	++++	
21	N/180000	++	+++		+++	++	
22	„	++	++		++	++	
23	N/360000	3—4 c	conjug.		conjug.	++	
24	„	+	conjug.		5—6 c	conjug.	
25	N/600000	conjug.	2—3 c		+	conjug.	
26	„	1—2 c	4—5 c		conjug.	4—5 c	
27	H_2O	rien	rien		**conjug.**	**conjug.**	
28	„	3—4 c	rien		4—5 c	2—3 c	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XII. Na_3PO_4.

No.	Concentrations	1° expérience			2°			3°		
		Jours 1°		2°	1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 9 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/30	morts	....	......	morts	....	....	morts	....	......
2	N/60	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien
3	″	″	″	″	″	″	″	″	″	″
4	N/120	″	″	″	″	″	″	″	″	″
5	″	2—3 c	″	″	3 4 c	8—4 c	″	″	″	″
6	N/240	3—4 c	5—6 c	″	rien	5—6 c	″	1—2 c	rien	″
7	″	2—3 c	4—5 c	″	″	6—7 c	″	3—4 c	5—6 c	″
8	N/480	6—7 c	5—6 c	″	″	conjug.	conjug.	5—6 c	conjug.	″
9	″	3—4 c	7—8 c	″	″	5—6 c	conjug.	conjug.	6—7 c	″
10	N/600	conjug.	+	3—4 c	″	7—8 c	+	+	+	″
11	″	conjug.	++	rien	″	conjug.	+	++	conjug.	″
12	N/1200	+++	+++	3—4 c	″	+++	++	++++	+++	″
13	″	++++	++++	conjug.*)	″	++	+++ *)	+	++++ *)	″
14	**N/2400**	+++++	++++	5—6 c*)	″	+	++++++	++++	++++++*)	″
15	″	+++	++++++	+*)	″	++++++	+++++*)	+++	++++++*)	″
16	N/4800	++++	++++	+*)	″	++++	+++*)	++++	++++	″
17	″	+++	++++	conjug.*)	″	++++	+++	+++	++++	″
18	N/9600	+++	++	conjug.*)	″	+++	++	+++	++	″
19	″	++	+++	conjug.	″	+++	+	+	+++	″
20	N/12 000	+++	+++	3—5 c	″	++	+	+++	++	″
21	″	++++	+++	rien	″	+	++	++	++	″
22	N/24 000	++	+	2—3 c	″	+	++	+++	+	″
23	″	++	+	2—3 c	″	+	++	++	+	″
24	N/48 000	+	++	conjug.	″	+	+	+++	++	″
25	″	+	+	3—4 c	″	+	+	++	+	″
26	N/120 000	+	conjug.	2—3 c	″	conjug.	5—6 c	+	+	″
27	″	+++	++	rien	″	conjug.	4—5 c	+	conjug.	″
28	N/240 000	+	+	″	″	4—5 c	conjug.	rien	rien	″
29	″	+	+	3—4 c	″	conjug.	5—6 c	″	2—3 c	″
30	N/480 000	conjug.	5—6 c	2—3 c	″	3—4 c	2—3 c	conjug.	7—8 c	″
31	″	3—4 c	rien	rien	″	5—6 c	1—2 c	2—3 c	6—7 c	″
32	N/960 000	2—3 c	4—5 c	″	″	3—4 c	3—4 c	rien	3—4 c	″
33	H_2O	rien	2—3 c	**conjug.**	″	4—5 c	2—3 c	″	rien	″
34	″	″	″	″	″	3—4 c	rien	″	″	″

*) Les couples anormaux.

Epx. tab. 350. Résumé p. 348.

Tableau XIII a.

Expériences comparatives des optimum de composés de Na.

No.	Sels	1° exp			2°		
		Jours 1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	NaFl N/6000	+++++	++++	+	++++	+++	+
2	”	++++	+++++	+	++++	+++++	+
3	NaCl N/1200	++++	++++	+	++++	+++	+
4	”	+++	++++	+	+++	++++	6—7 c
5	NaBr N/1200	++	+++	conjug.	++	++	+
6	”	++	++	+	+++	+++	+
7	NaI N/1200	+	+	2—3 c	+	+	5—6 c
8	”	+	conjug.	rien	6—7 c	conjug.	3—4 c
9	$NaNO_3$ N/1200	++++++	+++++	++	+++++	++++++	rien
10	”	++++++	++++++	rien	++++++	++++++	+
11	Na_2CO_3 N/24 000	+++++	++++++	3—4 c	++++++	+++++	5—6 c
12	”	++++++	+++++	5—6 c	+++++	+++++	+
13	Na_2SO_4 N/6000	++++	+++++	+	++++	++++	+
14	”	+++++	++++	+	++++	+++++	conjug.
15	Na_3PO_4 N/2400	+++++	++++	++	+++++	++++	+
16	”	++++	++++	+	++++	+++	+
17	H_2O	4—5 c	rien	rien	rien	rien	rien

Exp. tab. p. 350.

Tableau II.

Expériences comparatives

1° expérience

No.	Concentrations	NaFl				NaCl				NaBr				NaI			
		Jours 1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°
		matin 9 h	soir 9 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9h
1	N/120	......	......	......	absence de couples	+	++	3–4 c	absence de couples	+	+	3–4 c	absence de couples	3–4 c	conjug.	rien	absence de couples
2	N/180	......	......	......													
3	N/240	rien	rien	......													
4	N/1200	+++	++	+		++++	++++	+		+++	+++	+		+	+	5–6 c	
5	„	++	+++	conjug.		+++	++++	+		+++	++	+		+	+	4–5 c	
6	N/1800																
7	„																
8	N/2400	+++	++++	8–9 c		+++	+++	6–7 c		++	+++	+		conjug.	+	2–3 c	
9	N/3600	+++	+++	5–6 c													
10	N/6000	+++++	++++	+		++	+	5–6 c		++	+	5–6 c		conjug.	7–9 c	3–4 c	
11	„	+++++	++++	++		++	++	2–3 c		++	conjug.	3–4 c		conjug.	conjug.	6–7 c	
12	N/9000																
13	N/12 000	++++	+++	+													
14	N/24 000																
15	N/36 000																
16	N/60 000																
17	H_2O	rien	rien	rien		3–4 c	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien	

2° expérience

No.	Concentrations	NaFl				NaCl				NaBr				NaI			
1	N/120	......	......	......	absence de couples	+	+	5–6 c	absence de couples	conjug.	+	5–6 c	absence de couples	conjug.	conjug.	2–3 c	absence de couples
2	N/180	......	......	......													
3	N/240	rien	rien	......													
4	N/1200	++	++	+		++++	+++++	conjug.		+++	++	conjug.		conjug.	+	5–6 c	
5	„	++	+	8–9 c		++++	++++	5–6 c		++	+++	conjug.		+	+	3–4 c	
6	N/1800																
7	N/2400	+++	+++	+		+++	++++	3–4 c		+++	+++	7–8 c		conjug.	+	+	
8	„	++++	+++	6–7 c		+++	+++	6–7 c		++	++	conjug.		conjug.	8–9 c	7–8 c	
9	N/3600	+++	++	++													
10	N/6000	++++	++++	+		++	++	5–6 c		+	++	6–7 c		conjug.	+	2–3 c	
11	„	+++++	++++	++		++	+	8–9 c		+	+	conjug.		+	6–7 c	rien	
12	N/9000																
13	N/12 000	+++	+++	++													
14	N/24 000																
15	N/36 000																
16	N/60 000																

Exp. tab. p. 350.

III.

composés de Na.

rience.

$NaNO_3$				Na_2CO_3				Na_2SO_4				Na_3PO_4			
1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°
matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h
++	++	5–6 c	absence de couples				absence de couples	+	+	7–8 c	absence de couples				absence de couples
+++++ +++++	+++++ ++++++	rien rien										+ +++ ++	+ +++ +++	5–6 c + conj.	
				++ ++	+ ++	+ +		++ +++	+++ ++	+ +					
+++++	++++	8–9 c		+++	++++	++		++++ +++++ ++++	++++ ++++ +++++	++ + +		+++++ ++++	++++ ++++	++ +	
+++ ++++	++++ ++++	5–6 c 3–4 c													
				++++	+++	+		N/18 000 +++	+++	conj.		++	++	+	
				++++++ +++++ +++	+++++ ++++++ +++	+ conj. 7–8 c									
3–4 c	6–7 c	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien		conjug.	4–5 c	rien	

périence.

+	++	6–7 c	absence de couples				absence de couples	conjug.	+	5–6 c	absence de couples	conjug. +++ +++	+ ++ +++	conj. + conj.	absence de couples
+++++ ++++++	++++++ +++++	rien rien													
				+	++	+		+++	+++	conj.					
++++ ++++++	+++++ ++++	rien rien										++++ +++++ ++++	+++++ +++++ +++	+ conj. +	
				++	++++	6–7 c									
++ +++	+++ ++++	+ 5–6 c						++++ ++++++ +++++	+++ +++++ ++++++	++ + rien					
				++++	+++	+									
								N/18 000 +++	++	+		++	+	+	
				+++++ +++++ ++	++++++ ++++ +++	rien 5–6 c 6–7 c									

Résumé p. 348.

Tableau XIV.
LiCl.

No.	Concentration	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/7,5	morts	. . . .	absence de couples	morts	. . . .	absence de couples
2	N/15	rien	rien		rien	rien	
3	„	„	„		„	„	
4	N/30	„	„		„	„	
5	„	„	„		„	„	
6	N/60	5—6 c	„		„	„	
7	„		2—3 c		„	„	
8	N/120	++	+		+	+	
9	„	++	++		+	conjug.	
10	N/240	++	+		+	++	
11	„	++	+++		++	+++	
12	N/600	+++	+++		+++	+++	
13	„	++	+++		+	++	
14	N/1200	++++	+++++		++++	++++	
15	„	++++	++++		+++++	++++	
16	N/2400	++++	+++++		++++	++++	
17	„	+++	++++		++++	++++	
18	N/4800	++++	+++		++++	+++	
19	„	+++	+++		++	+++	
20	N/6000	+++	+++		+++	++	
21	„	++	+++		++	++	
22	N/12 000	++	++		++	+	
23	„	++	+		+	+	
24	N/24 000	+	+		+	conjug.	
25	„	conjug.	+		5—6 c	conjug.	
26	N/60 000	+	+		+	conjug.	
27	„	conjug.	conjug.		+	conjug.	
28	N/120 000	+	+		5—6 c	6—7 c	
29	„	conjug.	5—6 c		conjug.	conjug.	
30	N/240 000	conjug.	6—7 c		3—4 c	6—7 c	
31	H_2O	rien	rien		3—4 c	rien	
32	„	„	„		rien	5—6 c	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 81.

Tableau XV.
KCl.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° exp. 1° matin 9 h	2° exp. 1° soir 3 h	2° exp. 2° matin 9 h
1	N/7,5	morts	. . . .	absence de couples	morts	. . . .	absence de couples
2	N/15	rien	rien		rien	rien	
3	„	„	„		„	„	
4	N/30	„	„		„	„	
5	„	„	„		„	„	
6	N/60	„	3—4 c		4—5 c	„	
7	„	„	„		„	„	
8	N/120	5—6 c	5—6 c		6—7 c	6—7 c	
9	„	6—7 c	7—8 c		3—4 c	5—6 c	
10	N/240	conjug.	6—7 c		6—7 c	+	
11	„	5—6 c	conjug.		conjug.	conjug.	
12	N/600	6—7 c	+		++	++	
13	„	+	+		+	+	
14	N/1200	+++	++		+++	+++	
15	„	+++	+++		++	+++	
16	N/3600	++++	++++		++++	+++++	
17	„	+++	+++++		+++	+++++	
18	N/4800	++++++	+++		+++	++++	
19	„	+++++	+++++		+++	++++++	
20	N/6000	+++	++		+	++	
21	„	+	++		++	++	
22	N/12 000	++	+		+	conjug.	
23	„	+	+		+	+	
24	N/24 000	conjug.	+		+	conjug.	
25	„	conjug.	conjug.		5—6 c	+	
26	N/60 000	2—3 c	4—5 c		3—4 c	4—5 c	
27	„	3—4 c	5—6 c		3—4 c	4—5 c	
28	N/120 000	conjug.	6—7 c		2—3 c	5—6 c	
29	„	3—5 c	3—5 c		3—4 c	2—3 c	
30	N/240 000	2—3 c	4—5 c		5—6 c	4—5 c	
31	H_2O	2—3 c	rien		rien	rien	
32	„	1—2 c	rien		„	„	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XVI.

RbCl.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/15	morts	. . . .		morts	. . . .	
2	N/30	rien	rien		rien	rien	
3	"	"	"		"	"	
4	N/60	"	"		"	"	
5	"	"	"		"	"	
6	N/120	conjug.	3—4 c		"	2—3 c	
7	"	conjug.	4—5 c		"	3—4 c	
8	N/240	7—8 c	conjug.		conjug.	conjug.	
9	"	conjug.	conjug.		7—8 c	conjug.	
10	N/600	+	++		+	+	
11	"	++	++		++	++	
12	N/1200	+++	++		+++	+++	
13	"	++	+++		++	++	
14	N/2400	+++	++++		+++	+++	
15	"	+++	+++		++	+++	
16	N/3600	++++	+++	absence de couples	++	+++	absence de couples
17	"	+++	++++		+++	++++	
18	N/4800	++++	++++		++++	++++	
19	"	++++	+++		+++++	++++	
20	N/6000	+++	++++		+++	+++	
21	"	+++	++		+++	++	
22	N/12 000	++	++		++	+++	
23	"	++	+++		++	++	
24	N/24 000	++	+		++	+++	
25	"	++	++		+	+	
26	N/60 000	+	++		+	conjug.	
27	"	+	+		+	+	
28	N/120 000	conjug.	conjug.		conjug.	conjug.	
29	N/240 000	conjug.	conjug.		conjug.	6—7 c	
30	N/600 000	6—7 c	8—9 c		4—5 c	2—3 c	
31	H_2O	3—4 c	4—5 c		1—2 c	1—2 c	
32	"	3—4 c	3—4 c		5—6 c	3—4 c	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XVII.
CsCl.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/15	morts	....	absence de couples	morts	....	absence de couples
2	N/30	„	„		„	„	
3	N/60	rien	rien		rien	rien	
4	„	„	„		„	„	
5	N/120	„	„		„	„	
6	„	„	„		„	„	
7	N/240	1—2 c	3—4 c		„	„	
8	„	rien	rien		2—3 c	„	
9	N/600	3—4 c	2—3 c		rien	2—3 c	
10	„	2—3 c	2—3 c		„	1—2 c	
11	N/1200	+	conjug.		+	+	
12	„	+	+		+	++	
13	N/2400	+	++		++	++	
14	„	++	++		++	++	
15	N/4800	++	+++		+++	++++	
16	„	+++	++++		+++	+++	
17	N/6000	+++	++		+++	++	
18	„	++	++		+++	++	
19	N/12 000	++	++		+	++	
20	„	++	+		conjug.	++	
21	N/24 000	+	+		+	++	
22	„	+	++		++	++	
23	N/60 000	rien	rien		+	conjug.	
24	„	conjug.	+		conjug.	conjug.	
25	N/120 000	+	conjug.		+	8—9 c	
26	„	conjug.	+		conjug.	conjug.	
27	N/240 000	conjug.	conjug.		conjug.	conjug.	
28	„	5—6 c	conjug.		conjug.	+	
29	N/600 000	5—6 c	7—8 c		3—4 c	6—7 c	
30	„	3—4 c	2—3 c		conjug.	5—6 c	
31	H_2O	rien	2—3 c		5—6 c	rien	
32	„	„	rien		rien	„	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XVIII.

(NH_4Cl.)

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h	2° 2° soir 3 h	2° 3° matin 9 h
1	N/15	morts	. . . .	. . .	morts	. . . . .	. . . .	. . . .	absence de couples
2	N/30	rien	rien	rien	rien	rien	rien	rien	
3	"	"	"	"	"	"	"	"	
4	N/60	"	"	"	"	"	"	"	
5	"	"	"	"	"	"	"	"	
6	N/120	"	"	"	"	"	"	"	
7	"	"	"	"	"	"	"	"	
8	N/240	"	1—2 c	"	"	"	"	2—3 c	
9	"	"	2—3 c	"	"	"	"	rien	
10	N/600	"	2—3 c	"	"	"	"	"	
11	"	conjug.	5—6 c	5—6 c	"	"	"	conjug.	
12	N/1200	+	++	rien	"	"	conjug.	+	
13	"	conjug.	++	2—3 c	"	"	++	++	
14	N/2400	+	+++	rien	"	"	++	+++	
15	"	conjug.	+++	"	"	"	+	++	
16	N/4800	+++	++++	"	"	+	+++	+++++	
17	"	++++	+++++	3—4 c	"	++	+++	++++	
18	N/6000	+++	+++++		"	conjug.	++++	++++	
19	"	+++	++++		"	conjug.	+++++	++++	
20	N/12000	+++	+++	conj.	"	+	++++	++	
21	"	++	+++	5—6 c	"	+	+++	+++	
22	N/24000	+++	++	rien	"	conjug.	+++	++++	
23	"	++	++++		"	+	++	+++	
24	N/60000	+++	+++		"	+	+++	+++	
25	"	++	++		"	rien	++	+++	
26	N/120000	++	++	1—2 c	"	"	++	++	
27	"	++	++	2—3 c	"	+	++	++	
28	N/240000	+	+	2—3 c	"	3—4 c	+	rien	
29	"	++	+++	rien	"	5—6 c	conjug.	"	
30	N/600000	+	conjug.	"	"	rien	conjug.	conjug.	
31	H_2O	3—4 c	+	2—3 c	2—3 c	"	rien	rien	
32	"	rien	rien	rien	1—2 c	3—4 c	"	"	

Exp. tab. p. 350. Resumé 348.

Tableau XIXa.
Expériences comparatives des optimum des chlorures de métaux monovalents.

No.	Sels	1° exp.			2°		
		Jours 1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	LiCl N/1200	++++	+++	+	+++	+++	+
2	„	++++	++++	+	+++	++++	+
3	NaCl N/1200	+++	++++	+	++++	+++	+
4	„	+++	+++	++	+++	++++	+
5	KCl N/4800	++++	+++++	conjug.	+++	++++	+
6	„	+++	++++	+	++++	++++	conjug.
7	RbCl N/4800	+++	+++	+	+++	++++	+
8	„	++++	++++	+	+++	++++	+
9	CsCl N/4800	++	+++	+	+++	++	+
10	„	+++	+++	conjug.	++	+++	+
11	NH_4Cl N/4800	++++	++++	+	++++	+++++	+
12	„	+++	++++	+	+++	++++	+
13	H_2O	rien	rien	rien	rien	rien	rien
14	„	3—4 c	„	„	„	„	„

Exp. tab. p. 350.

Tableau

Expériences comparatives des chlorures

1° ex-

No.	Concentrations	LiCl Jours 1° matin 9 h	LiCl 1° soir 3 h	LiCl 2° matin 9 h	LiCl 3° 9 h	NaCl 1° matin 9 h	NaCl 1° soir 3 h	NaCl 2° matin 9 h	NaCl 3° 9 h	KCl 1° matin 9 h	KCl 1° soir 3 h
1	N/120	+	++	rien	absence de couples	++	++	3—4 c	absence de couples	rien	rien
2	„	++	+	5—6 c		+	++	6—7 c		rien	rien
3	N/1200	++++	++++	++		+++	++++	**conjug.**		3—4 c	+
4	„	+++	++++	+		+++	++++	+		rien	rien
5	N/2400	+++	++++	+		++	+++	+		+	+
6	„	+++	++++	**5—6 c**		+++	+++	+		rien	rien
7	N/4800	++	+++	8—9 c		**rien**	conjug.	rien		++++	++
8	„	++	++	4—5 c		conjug.	+	+		+++	+++++
9	N/6000	++	++	+		+	6—7 c	rien		++	+++
10	„	+	++	+		rien	rien	6—7 c		+++	++
11	N/12 000	+	+	5—6 c		+	++	5—6 c		+++	++++
12	„	++	+	conjug.		conjug.	+	rien		++	++
13	N/120 000	+	7—8 c	4—5 c		conjug.	conjug.	rien		+	+
14	H_2O	rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien

2° ex-

No.	Concentrations	LiCl 1° matin 9 h	LiCl 1° soir 3 h	LiCl 2° matin 9 h	LiCl 3° 9 h	NaCl 1° matin 9 h	NaCl 1° soir 3 h	NaCl 2° matin 9 h	NaCl 3° 9 h	KCl 1° matin 9 h	KCl 1° soir 3 h
1	N/120	+	+	conjug.		++	+	conjug.		rien	rien
2	„	+	++	3—4 c		+	++	5—6 c		„	„
3	N/1200	++++	++++	+		++++	+++++	**7—8 c**		++	+++
4	„	+++	++++	++		++++	+++	+		++	++
5	N/2400	+++	++++	+		++++	+++	+		+++	+++
6	„	++++	+++	+		+++	+++	+		++	+++
7	N/4800	+++	++	7—8 c		+++	++	+		++++	++++
8	„	++	+++	conjug.		++	+++	conjug.		++++	+++
9	N/6000	++	+	5—6 c		+	++	++		+++	++++
10	„	++	+++	3—4 c		++	++	5—6 c		++	+++
11	N/12 000	+	+	conjug.		+	conjug.	+		++	+++
12	„	++	+	5—6 c		+	+	conjug.		++	++
13	N/120 000	conjug.	+	3—4 c		+	conjug.	conjug.		+	++
14	„	5—6 c	conjug.	5—6 c		conjug.	6—7 c	+		++	++
15	H_2O	rien	rien	rien		**conjug.**	**conjug.**	rien		rien	rien
16	„	rien	rien	rien		rien	rien	rien		„	„

Exp. tab. p. 350.



XIX.

des métaux monovalents.

périence.

		RbCl				CsCl				(NH_4Cl)			
2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°	1°		2°	3°
matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	9 h
rien	absence de couples	rien	1 couple	rien	absence de couples	rien	rien	rien	absence de couples	rien	rien	rien	absence de couples
„		„	rien	„		„	„	„		„	„	„	
„		„	„	„		conjug.	+	6—7 c		„	„	2—3 c	
„		„	„	„		+	+	conjug.		conjug.	+	conjug.	
„		3—4 c	„	„		+	++	6—7 c		conjug.	++	+	
„		2—3 c	conjug.	„		+	+	8—9 c		++	+++	+	
+		++	++++	++		+++	++	+		+++	++++	+	
rien		+++	++++	+		+++	++++	**conjug.**		++	+++	++	
conjug.		++	conjug.	rien		++	++	conjug.		++	+++	**conjug.**	
6—7 c		+++	++	„		++	+	8—9 c		++++	+++	+	
rien		++	++	+		+	+	5—6 c		+	+	+	
5—6 c		++	+++	conjug.		conjug.	+	conjug.		+	++	+	
conjug.		conjug.	5—6 c	rien		conjug.	conjug.	6—7 c		conjug.	+	conjug.	
rien		rien	rien	„		rien	rien	rien		rien	3—4 c	rien	

périence.

rien		rien	rien	rien	absence de couples	rien	rien	rien	absence de couples	rien	rien	rien	absence de couples
„		„	„	„		„	„	„		„	„	„	
5—6 c		++	+	conjug.		conjug.	+	conjug.		++	++	+	
+		+	++	3—4 c		conjug.	conjug.	6—7 c		+	+++	+	
+		++	+++	+		+	++	+		+++	+++	+	
conjug.		+++	++++	conjug.		++	++	+		++	+++	++	
+		++++	+++	+		++	+++	+		++++	++++	+	
+		++++	++++	+		+++	++++	+		+++	++++	+	
conjug.		+++	+++	+		++	+++	conjug.		++++	+++	+	
+		++	++++	2—3 c		++	++	8—9 c		+++	++++	**conjug.**	
6—7 c		++	+++	conjug.		+	++	5—6 c		++	+++	rien	
+		+++	++	+		++	+	2-3 c		+	++	conjug.	
conjug.		+	conjug.	rien		+	+	conjug.		+	+	5—6 c	
+		+	+	3—4 c		conjug.	+	5—6 c		+	+	conjug.	
rien		rien	rien	rien		5—6 c	rien	rien		rien	rien	rien	
„		„	„	„		rien	„	„		„	„	„	

Résumé p. 348.

Tableau XX.

$MgCl_2$.

No.	Concentrations	1° exp.			2°		
		Jours 1°		2°	1°		2°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h
1	N/15	morts	....	absence de couples	morts	....	absence de couples
2	„	„	„		„	„	
3	N/30	rien	rien		rien	rien	
4	„	„	„		„	„	
5	N/60	„	„		„	„	
6	„	„	„		„	„	
7	N/120	1—2 c	„		„	„	
8	„	rien	„		„	„	
9	N/180	3—4 c	5—6 c		2—3 c	3—4 c	
10	„	2—3 c	7—8 c		7—8 c	3—4 c	
11	N/240	conjug.	4—5 c		6—7 c	3—4 c	
12	„	6—7 c	5—6 c		conjug.	2—3 c	
13	N/600	+	conjug.		conjug.	conjug.	
14	„	+	conjug.		conjug.	conjug.	
15	N/1200	++	+++		+++	++	
16	„	++	++		++	+++	
17	N/1800	+++++	++++		++++	++++	
18	„	+++	++++		+++++	++++	
19	N/2400	+++	++++		++++	+++++	
20	„	++++	++		++++	+++	
21	N/3600	+++	+++		+++	++	
22	„	+++	++		+++	+++	
23	N/6000	+++	+++		+++	+++	
24	„	+++	++		++	++++	
25	N/18 000	+++	++		++	+	
26	„	++	+		+++	++	
27	N/36 000	++	+		+	++	
28	„	conjug.	+		conjug.	conjug.	
29	N/60 000	++	+		++++	+++	
30	N/180 000	++	conjug.		+	conjug.	
31	N/240 000	+	conjug.		6—7 c	5—6 c	
32	N/600 000	conjug.	conjug.		8—9 c	6—7 c	
33	H_2O	1—2 c	3—4 c		2—3 c	rien	
34	„	rien	rien		rien	„	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXI.

$CaCl_2$.

No.	Concentrations	1° expérience: Jours 1° matin 9 h	1° expérience: Jours 1° soir 3 h	1° expérience: 2° matin 9 h	1° expérience: 3° matin 9 h	2°: 1° matin 9 h	2°: 1° soir 3 h	2°: 2° matin 9 h	2°: 3° matin 9 h
1	N/7,5	morts	.....	.....		morts	....	.....	
2	N/15	”	”	”		”	”	”	
3	N/30	rien	rien	rien		rien	rien	rien	
4	”	”	”	”		”	”	”	
5	N/60	”	”	”		”	”	”	
6	”	”	”	”		”	”	”	
7	N/180	3—4 c	5—6 c	”		”	”	”	
8	”	rien	rien	”		3—4 c	6—7 c	”	
9	N/240	conjug.	conjug.	5—6 c		conjug.	5—6 c	”	
10	”	6—7 c	8—9 c	3—4 c		5—6 c	2—3 c	”	
11	N/600	+	++	+		++	+	conjug.	
12	”	++	++	+		++	+++	+	
13	N/1800	+++	++++	+++		+++++	++++	++	
14	”	+	++++	++		++++	+++++	+	
15	N/2400	+	++	+++		+++	++++	+	
16	”	++	+++	++	absence de couples	+++++	++++	conjug.	absence de couples
17	N/3600	++	+++	+		++++	+++	+	
18	”	+	++	++		++++	+++++	+	
19	N/6000	+++	+++	+++		+++	+++	conjug.	
20	”	+	++	+		+++	+++++	conjug.	
21	N/18 000	++	+++	+		+++	++	+	
22	”	+	+++	conjug.		+++	+++	conjug.	
23	N/36 000	conjug.	conjug.	++		++	++	rien	
24	”	+	++	+		+	+++	conjug.	
25	N/60 000	++	+	conjug.		conjug.	+	+	
26	”	++	conjug.	conjug.		+	conjug.	conjug.	
		Jours 1°	2°	3°	4°				
27	N/180 000	rien	rien	rien	rien	+	+	3—4 c	
28	”	”	”	”	”	+	+	5—6 c	
29	N/240 000	”	”	”	”	conjug.	conjug.	3—4 c	
30	”	”	”	”	”	+	conjug.	1—2 c	
31	N/600 000	”	”	”	”	++++	++	rien	
32	N/1800000	”	”	”	”	3—4 c	5—6 c	”	
33	H_2O	”	”	”	”	2—3 c	5—6 c	”	
34	”	”	”	”	”	4—5 c	rien	”	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXII.

$SrCl_2$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/15	morts	. . . .		morts	. . . .	
2	N/30	„	„		„	„	
3	N/60	rien	rien		rien	rien	
4	N/120	„	„		2—3 c	„	
5	N/180	3—4 c	5—6 c		1—2 c	5—6 c	
6	„	2—3 c	6—7 c		rien	3—4 c	
7	N/240	6—7 c	conjug.		4—5 c	3—4 c	
8	„	conjug.	conjug.		8—9 c	conjug.	
9	N/600	+	conjug.		+	+	
10	„	conjug.	conjug.		+	conjug.	
11	N/1200	++	++		++	+	
12	„	+	++		++	++	
13	N/1800	+++	+++		+++	+++	
14	„	+++	++		++	++++	
15	N/2400	++	++		+++	+++	
16	„	+++	++		+++	++++	
17	N/3600	+++++	++++	absence de couples	++++	++++	absence de couples
18	„	++++	+++		++++	++++	
19	N/4800	++++	++++		+++	+++	
20	„	++++	+++		++++	+++	
21	N/6000	+++	+++		+++	++++	
22	„	++++	+++		+++	++	
23	N/18 000	+++	+++		+++	+++	
24	„	+++	+++		++	++	
25	N/36 000	+	++		++	++	
26	„	+++	++		++	+	
27	N/60 000	++	++		++	+	
28	„	++	+		+	+	
29	N/180 000	+	+		+	+	
30	N/240 000	conjug.	8—9 c		conjug.	+	
31	N/600 000	conjug.	conjug.		conjug.	6—7 c	
32	N/1 800 000	5—6 c	7—8 c		8—9 c	5—6 c	
33	H_2O	8—9 c	5—6 c		rien	rien	
34	„	rien	rien		„	„	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXIII.
$BaCl_2$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/30	morts	....		morts	....	
2	N/60	"	....		"	....	
3	N/120 *)	rien	rien		rien	rien	
4	"	"	"		"	"	
5	N/180 *)	"	"		"	"	
6	"	"	"		"	"	
7	N/240	"	"		"	"	
8	"	"	"		"	"	
9	N/600	"	"		"	"	
10	N/900	3—4 c	5—6 c		1—2	4—5 c	
11	N/1200	conjug.	conjug.		conjug.	conjug.	
12	"	conjug.	+		+	+	
13	N/1800	++	+		+	+	
14	"	+	+		++	++	
15	N/2400	++	++		+++	++	
16	"	+++	++		++	++	
17	N/3600	+++	++		++	+++	
18	"	+++	+++		+++	++++	
19	N/6000	++++	++++		+++	++++	
20	"	+++++	++++		+++++	++++	
21	N/18000	+++	+++		+++	++	
22	"	++	++		++	+++	
23	N/36000	+++	++		++	++	
24	"	+	++		++	++	
25	N/60000	+	++		++	++	
26	"	+	+		+	++	
27	N/180000	+	+		+	conjug.	
28	"	+	conjug.		conjug.	conjug.	
29	N/240000	+++	+		+	conjug.	
30	"	conjug.	8—9 c		conjug.	conjug.	
31	N/600000	2—3 c	6—7 c		3—4 c	5—6 c	
32	N/1800000	2—3 c	3—4 c		1—2 c	5—6 c	
33	H_2O	rien	rien		rien	rien	
34	"	"	"		"	"	

*) Les Infusoirs y vivent mal.

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau

Expériences comparatives des

1° ex-

No.	Concentrations	$MgCl_2$ Jours 1° matin 9 h	$MgCl_2$ 1° soir 3 h	$MgCl_2$ 2° matir 9 h	$MgCl_2$ 3°	$CaCl_2$ 1° matin 9 h	$CaCl_2$ 1° soir 3 h	$CaCl_2$ 2° matin 9 h	$CaCl_2$ 3°	$SrCl_2$ 1° matin 9 h	$SrCl_2$ 1° soir 3 h
1	N/180	conjug.	conjug.	3—4 c	absence de couples	3—4 c	rien	rien	absence de couples	rien	rien
2	"	conjug.	+	2—3 c		6—7 c	2—3 c	rien		rien	rien
3	N/1800	++++	+++++	+		+++++	+++++	++		+++	+++
4	"	+++++	+++++	++		+++++	+++++	++		+++	+++
5	N/3600	++++	++++	+		++++	++++	+		++++	++++
6	"	+++	++++	conj.		++++	+++++	++		+++++	++++
7	N/6000	+++	+++	+		+++	+++	+		+++	+++
8	"	+++	++++	+		++++	+++	+		++++	+++
9	N/12 000	++	++	+		+++	++	++		++	+++
10	"	+++	++	++		++	+++	+		+++	+
11	N/18 000	+	++	+		++	+	+		+	++
12	"	++	+	++		++	+++	rien		++	++
13	N/180 000	+	conjug.	5—6 c		+	+	conj.		+	+
14	H_2O	rien	rien	rien		3—4	**conjug.**	rien		rien	rien

2° ex-

No.	Concentrations	$MgCl_2$ Jours 1° matin 9 h	$MgCl_2$ 1° soir 3 h	$MgCl_2$ 2° matir 9 h	$MgCl_2$ 3°	$CaCl_2$ 1° matin 9 h	$CaCl_2$ 1° soir 3 h	$CaCl_2$ 2° matin 9 h	$CaCl_2$ 3°	$SrCl_2$ 1° matin 9 h	$SrCl_2$ 1° soir 3 h
1	N/180	conjug.	+	conj.	absence de couples	rien	rien	rien	absence de couples	rien	rien
2	"	conjug.	+	5—6 c		rien	rien	rien		rien	rien
3	N/1800	+++	+++++	+		++++	+++++	++		++	+++
4	"	+++++	++++	conj,		+++	+++++	++		+++	++
5	N/3600	++++	+++	+		++	++++	+		++++	++++
6	"	++++	++++	+		+++	++++	++		+++	++++
7	N/6000	+++	+++	+		++	+++	+		++	+++
8	"	+++++	++++	conj.		+++	+++	++		+++	++
9	N/12 000	++	+	+		++	++	+		++	+
10	"	+++	+++	5—6 c		++	+++	++		++	+++
11	N/18 000	++	++	+		+	++	+		++	+
12	"	+	+	+		+	+++	conj.		+	+
13	N/180 000	+	+	conj.		+	+	+		+	++
14	H_2O	**conjug.**	**conjug.**	rien		rien	rien	rien		5—6 c	rien

Exp. tab.

XXV.

chlorures de métaux bivalents.

périence

		BaCl$_2$				Concentrations	HgCl$_2$			
2°	3°	1°		2°	3°		1°		2°	3°
matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h			matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
rien	absence de couples	rien	rien	rien	absence de couples	N/480 000	rien	rien	rien	absence de couples
rien		rien	rien	rien		"	"	"	"	
+		conjug.	conjug.	conj.		N/600 000	"	"	"	
++		++	++	+		"	"	"	"	
+		+++	+++	+		N/1 200 000	"	"	"	
+		+++	++	+		"	5—6 c	"	"	
+		++++	++++	+		N/4 800 000	conjug.	+	"	
conj.		++++	+++	++		"	+	conjug.	5—6 c	
+		+++	++	conj.		**N/12 000 000**	++	+	**conj.**	
+		++++	+++	+		"	+	+	**rien**	
5—6 c		+++	++	+		**N/48 000 000**	**rien**	**rien**	**rien**	
conj.		++	++	conj.		"	+	**conjug.**	**rien**	
+		+	+	++		N/120 000 000	conjug.	conjug.	3 - 4 c	
rien		rien	rien	rien		H_2O	rien	rien	rien	

périen ce

rien	**absence de couples**	**rien**	**rien**	**rien**	**absence de couples**	**N/480 000**	**rien**	**rien**	**rien**	**absence de couples**
rien		**rien**	**rien**	**rien**		**"**	**"**	**"**	**"**	
++		**conjug.**	**+**	**conj.**		**N/600 000**	**"**	**"**	**"**	
+		**+**	**++**	**6 - 7 c**		**"**	**"**	**"**	**"**	
+		**++**	**+++**	**+**		**N/1 200 000**	**"**	**"**	**"**	
++		**+++**	**++**	**++**		**"**	**"**	**conjug.**	**5—6 c**	
++		**++++**	**++++**	**+**		**N/4 800 000**	**conjug.**	**+**	**conj.**	
conj.		**+++**	**++++**	**++**		**"**	**+**	**++**	**+**	
+		**+++**	**++++**	**5—6 c**		**N/12 000 000**	**++**	**+++**	**3—4 c**	
conj.		**+++**	**+++**	**+**		**"**	**+**	**++**	**+**	
3—4 c		**++**	**+**	**+**		**N/48 000 000**	**++**	**++**	**+**	
5—6 c		**++**	**+**	**conj.**		**"**	**++**	**+**	**conj.**	
rien		**+**	**++**	**conj.**		**N/120 000 000**	**conjug.**	**+**	**5—6 c**	
rien		**rien**	**rien**	**rien**		**H_2O**	**3—4 c**	**rien**	**rien**	

p. 348.

Tableau XXIV.

$HgCl_2$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 5 h	2° 2° matin 9 h
1	N/360000	morto	. . . . . .		morts	. . . . . .	
2	N/480000	rien	rien		rien	rien	
3	N/600000	"	"		"	"	
4	"	"	"		"	"	
5	N/1800000	"	"		"	"	
6	"	"	"		"	"	
7	N/2400000	"	"		3—4 c	6—7 c	
8	"	"	"		rien	2—3 c	
9	N/4800000	conjug.	conjug.		conjug.	+	
10	"	conjug.	conjug.	absence de couples	+	conjug.	absence de couples
11	N/12000000	++	+		++	+++	
12	"	+	+++		+++	++++	
13	N/24000000	++	+		++	+++	
14	"	conjug.	+		+++	++++	
15	N/48000000	++++	++		+++	+	
16	"	+	++		++	+	
17	N/60000000	++	+++		conjug.	+	
18	N/120000000	+	conjug.		conjug.	conjug.	
19	H_2O	5—6 c	rien		rien	rien	
20	"	rien	2—3 c		"	"	

Tableau XXV a.

Expériences comparatives des optimum des chlorures de métaux bivalents.

No.	Sels	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	$MgCl_2$ N/1800	+++++	++++	+	++++	+++	conj.
2	"	+++	+++++	conj.	++++	+++++	5—6 c
3	$CaCl_2$ N/1800	+++++	+++++	conj.	++++	+++++	rien
4	"	++++	+++++	++	+++++	+++++	+
5	$SrCl_2$ N/3600	++++	+++	+	++	++++	rien
6	"	++	++++	conj.	+++	++++	+
7	$BaCl_2$ N/6000	+++	++++	5—6 c	++	++++	conj.
8	"	++++	+++	+	+++	++++	+
9	$HgCl_2$ N/12000000	+	conjug.	rien	++	+	rien
10	"	rien	5—6 c	"	conjug.	+	"
11	H_2O	"	2—3 c	"	rien	rien	"

Exp. tab. p. 350.

Tableau XXVI.

$AlCl_3$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/2400	morts	. . . .	absence de couples	morts	. . . .	absence de couples
2	N/4800	rien	rien		rien	rien	
3	N/6000	"	"		"	"	
4	"	"	"		"	2—3 c	
5	N/9600	5—6	8—9 c		3—4 c	3—4 c	
6	"	conjug.	conjug.		5—6 c	rien	
7	N/12000	conjug.	++		++	++++	
8	"	++	+++		6—7 c	++	
9	N/24000	+++	+++++++		++++++	++++	
10	"	+++++++	++++++++		++++++	++++++++	
11	N/48000	++++++	+++++++		+++++	+++++++	
12	"	++++++++	+++++++++		++++++	+++++++	
13	N/60000	++++	++++++		++++	++++++	
14	"	++	++++		++++++	++++++	
15	N/120000	++++++	+++		+++++	+++++	
16	"	+++	++++		+++++	++++++	
17	N/240000	++	+++		+++++	+++	
18	"	++	+		+++	++	
19	N/480000	++	+++		+++	++	
20	"	+++	++		+	++	
21	N/600000	++	++		+++	++	
22	"	+	conjug.		++	+	
23	N/1200000	++	+		+	++	
24	"	+	+		++	++	
25	N/2400000	6—7 c	conjug.		++	+	
26	"	5—6 c	conjug.		conjug.	conjug.	
27	N/4800000	conjug.	conjug.		+++	++	
28	"	5—6 c	2-3 c		3—4 c	6—7 c	
29	H_2O	3—4 c	2—3 c		conjug.	4—5 c	
30	"	1—2 c	rien		5—6 c	3—4 c	

Exp. tab. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXVII.

$AuCl_3$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/6000	morts	....	absence de couples	morts	....	absence de couples
2	〃	〃	....		〃	....	
3	N/12000	rien	rien		rien	rien	
4	〃	〃	〃		〃	〃	
5	N/24000	〃	〃		〃	〃	
6	〃	〃	〃		〃	〃	
7	N/36000	〃	〃		2—3 c	4—5 c	
8	〃	3-4 c	5—6 c		〃	〃	
9	N/48000	conjug.	conjug.		+	+	
10	〃	conjug.	+		+	conjug.	
11	N/60000	++	+++		++	++	
12	〃	2—3 c	+		+	+++	
13	N/120000	++++	+++		++	+++	
14	〃	++	+++		++++	+++++	
15	N/240000	++++	+++++		+++++	++++++	
16	〃	++++++	++++++		++++	++++++	
17	N/360000	++++	+++		+++	+++++	
18	〃	++++	+++++		++	+++	
19	N/480000	++++	+++		+++	++++	
20	〃	+++	+++		+++	++	
21	N/600000	++	++		+++	+++	
22	〃	+	++		++	++	
23	N/1200000	conjug.	4—5 c		++	+	
24	〃	++	conjug.		+	conjug.	
25	N/2400000	conjug.	3—4 c		6—7 c	2—3 c	
26	〃	conjug.	2—3 c		5—6 c	3-4 c	
27	N/4800000	+	++		6—7 c	conjug.	
28	〃	3—4 c	conjug.		conjug.	+	
29	H_2O	+	++		rien	rien	
30	〃	rien	rien		〃	〃	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXVIII.

Expériences comparatives des chlorures de l'Al''' et Au'''.

$AlCl_3$

No.	Concentrations	1° expérience				2° expérience			
		Jours 1°		2°	3°	1°		2°	3°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
1	N/4800	rien	rien	rien		rien	rien	rien	
2	N/6000	"	"	"		"	"	"	
3	N/9600	conjug.	5—6 c	"		+	conjug.	5—6 c	
4	N/12 000	conjug.	+	3—4 c		+	++	+	
5	N/16 000	++	++++	++		++++	+++	+	
6	"	++++	++++	++		+++	++++	++	
7	N/24 000	++++++	+++++++	++		++++++	+++++++	++	
8	"	+++++	++++++	+++	absence de couples	+++++++	++++++	++	absence de couples
9	N/32 000	+++++++	++++++	++		++++	++++++	++	
10	N/48 000	++++++	++++++	+		+++++++	+++++	+++	
11	N/60 000	++++	+++++	++		+++	++++	+	
12	N/120 000	+++	+++	+		++	+++	++	
13	N/240 000	++	+++	conjug.		++	++	+	
14	N/600 000	++	+	conjug.		+	++	+	
15	N/1600000	+	+	conjug.		+	+	3—4 c	
16	H_2O	rien	rien	rien		5—6 c	rien	rien	

$AuCl_3$

No.	Concentrations	1° expérience				2° expérience			
		Jours 1°		2°	3°	1°		2°	3°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
1	N/9600	morts	. . . .	. . . . . .		. . . .	. . . .	. . . .	
2	N/16 000	rien	rien	rien		rien	rien	rien	
3	N/24 000	"	"	"		"	"	"	
4	N/32 000	"	"	"		"	3 c	5—6 c	
5	N/48 000	conjug.	6—7 c	3—4 c		conjug.	+	3—4 c	
6	"	+	+	conjug.		conjug.	++	+	
7	N/60 000	++	+++	+		++	++	5—6 c	
8	"	++	++	conjug.	absence de couples	conjug.	+++	+	absence de couples
9	N/120 000	++++	+++	+		++	++++	+	
10	"	+++	++++	++		++++	++++	+	
11	N/240 000	+++++	++++++	++		+++	+++++	+++	
12	"	+++++	+++++	++		++++	++++++	+	
13	N/320 000	+++	++++++	+		++++	+++++	++	
14	N/600 000	+++	++	conjug.		++	++	6—7 c	
15	N/1600000	+	+	conjug.		+	conjug.	4—5 c	
16	H_2O	**conjug.**	**conjug.**	rien		rien	rien	rien	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXIX.

$NiCl_2$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	1° 1° matin 9 h	1° 1° soir 3 h	1° 2° matin 9 h
1	N/12 000	morts	. . . .	absence de couples	morts	. . . .	absence de couples
2	"	"	. . . .		"	. . . .	
3	N/18 000	rien	rien		rien	rien	
4	"	"	"		"	"	
5	N/24 000	"	"		"	"	
6	"	"	"		"	"	
7	N/36 000	"	"		"	"	
8	"	"	"		"	"	
9	N/48 000	"	"		"	"	
10	"	"	"		"	"	
11	N/60 000	"	"		5—6 c	8—9 c	
12	"	"	"		conjug.	5—6 c	
13	N/120 000	"	3—4 c		+	+	
14	"	2—3 c	6—7 c		conjug.	+	
15	N/180 000	conjug.	conjug.		++	++	
16	"	conjug.	+		++	+++	
17	N/240 000	++	+++		+++	++	
18	"	++	+++		+++	++++	
19	N/360 000	++	+		+++	++	
20	"	+++	++		+++	++++	
21	N/480 000	+	++		++	+++	
22	"	+	++		+	++	
23	N/600 000	+++	+++		++	++	
24	"	+++	++		++	+	
25	N/1 800 000	++	+		+	+	
26	"	+	++		+	++	
27	N/2 400 000	+	+		+	++	
28	"	++	+		+	+	
29	N/4 800 000	3—4 c	6—7 c		conjug.	conjug.	
30	"	+	**conjug.**		5—6 c	3—4 c	
31	H_2O	+	**conjug.**		rien	rien	
32	"	rien	rien		"	"	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXX.

$CoCl_2$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/600	morts	....		morts	....	
2	N/1800	rien	rien		rien	rien	
3	N/2400	"	"		"	"	
4	"	"	"		"	"	
5	N/3600	"	"		"	"	
6	"	"	"		"	"	
7	N/4800	"	"		"	"	
8	"	"	"		"	"	
9	N/6000	"	"		"	"	
10	N/12 000	"	"		"	"	
11	N/18 000	5—6 c	3—4 c		conjug.	6—7 c	
12	"	2—3 c	7—8 c		3—4 c	8—9 c	
13	N/24 000	conjug.	conjug.		+	+	
14	"	++	+		conjug.	++	
15	N/36 000	+++	++++		++++	+++	
16	"	++	+++	absence de couples	+++	+++	absence de couples
17	N/48 000	+++++	++++		++++	+++++	
18	"	++++	++++ ++		+++++	++++++	
19	N/60 000	+++++	++++		++++	+++++	
20	"	+++++	++++++		+++++	+++++	
21	N/180 000	+++	+++		+++	++++	
22	"	+++	+++		++	+++	
23	N/360 000	++	+++		+	+++	
24	"	++	++		++++	+++++	
25	N/600 000	++	++		++	+	
26	"	+++	+++++		+	conjug.	
27	N/1 800 000	++	+		++	+	
28	"	+	conjug.		conjug.	+	
29	N/2 400 000	+	conjug.		conjug.	conjug.	
30	N/4 800 000	6—7 c	5—6 c		3—4 c	6—7 c	
31	H_2O	3—4 c	rien		rien	rien	
32	"	5—6 c	"		"	"	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXXI.

$FeCl_3$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours° matin 9 h	1° exp. Jours° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/2400	morts	. . . .		morts	. . . .	
2	,,	,,	. . . .		,,	. . . .	
3	N/4800	rien	rien	rien	rien	rien	rien
4	,,	,,	,,	,,	,,	,,	,,
5	N/6000	,,	,,	,,	,,	,,	,,
6	N/8000	,,	,,	,,	3—4 c	,,	,,
7	N/9600	5—6 c	conjug.	,,	conjug.	7—8 c	,,
8	,,	3—4 c	7—8 c	,,	2—3 c	5—6 c	,,
9	N/12 000	6—7 c	+	,,	+	conjug.	,,
10	,,	+	+ +	,,	+ +	+	,,
11	N/24 000	+ +	+ +	,,	+ +	+ + +	,,
12	,,	+ + +	+ + +	,,	+ +	+ +	,,
13	N/48 000	+ + + +	+ + + + +	5—6 c*)	+ + + +	+ + +	,,
14	,,	+ + + + +	+ + + + + +	3—4 c*)	+ + + +	+ + + + + +	,,
15	N/60 000	+ + + +	+ + + + +	2—3 c*)	+ + + +	+ + + + + +	2—3 c*)
16	,,	+ + + + +	+ + + + + +	3—4 c*)	+ + + + +	+ + + +	rien
17	N/120 000	+ + +	+ + + +	rien	+ + + +	+ + +	3—4 *)
18	,,	+ + + +	+ + +	7—8 c*)	+ + +	+ + +	rien
19	N/240 000	+ + +	+ +	1—2 c*)	+ +	+ +	,,
20	,,	+ +	+ + + +	3—4 c*)	+ + +	+ +	,,
21	N/480 000	+ + +	+ +	rien	+ + +	+ +	,,
22	,,	+ +	+ +	,,	+	+ +	,,
23	N/600 000	+ + +	+ + + +	,,	+ +	+ +	,,
24	,,	+ +	+	,,	+	+ +	,,
25	N/1 200 000	+ +	+	,,	+ +	conjug.	,,
26	,,	+	+	,,	conjug.	conjug.	,,
27	N/2 400 000	conjug.	conjug.	,,	conjug.	conjug.	,,
28	,,	+	conjug.	,,	5—6 c	conjug.	,,
29	N/4 800 000	conjug.	conjug.	,,	conjug.	5—6 c	,,
30	,,	3—4 c	6—7 c	,,	3 - 4 c	6—7 c	,,
31	H_2O	**conjug.**	+	,,	rien	rien	,,
32	,,	rien	rien	,,	3—4 c	5—6 c	,,

*) Les couples anormaux.

Exp. tab. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXXIIa.

Expériences comparatives des optimum des chlorures de Ni''-Co'' et Fe'''.

No.	Concentrations	1° exp.				2°			
		Jours 1°		2°	3°	2°		2°	3°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 9 h	matin 9 h	
1	$NiCl_2$ N/240 000	++++	+++	+	absence de couples	+++	+++	+	absence de couples
2	"	+++	+++	+		+++	++++	6—7 c	
3	$CoCl_2$ N/48 000	++++	+++++	+		+++++	++++	+	
4	" N/60 000	+++++	+++++	+		++++	++++	+	
5	$FeCl_3$ N/48 000	+++++	++++++	++		++++	+++++	+	
6	" N/60 000	+++++	++++++	+		++++++	+++++	+	
7	H_2O	rien	rien	rien		5—6 c	conjug.	3—4 c	

Tableau

Expériences comparatives

1° expérience.

No.	Concentrations	$NiCl_2$ Jours 1° matin 9 h	$NiCl_2$ Jours 1° soir 3 h	$NiCl_2$ 2° matin 9 h	$NiCl_2$ 3°	$CoCl_2$ 1° matin 9 h	$CoCl_2$ 1° soir 3 h
1	N/6000	. . . . . .	. . . . .	. . .	absence de couples	rien	rien
2	N/12 000	morts	. . . . .	. . .		”	”
3	N/18 000	”	. . . . .	. . .		conjug.	+
4	N/24 000	rien	rien	rien		+	+++
5	N/36 000	”	”	”		+++	++
6	N/48 000	”	”	”		++++	++++++
7	”	”	”	”		+++	++++
8	N/60 000	6—7 c	conjug.	”		+++++	++++
9	”	2—3 c	5—6 c	3—4 c		++++	+++++++
10	N/120 000	+	+	conj.		+++	++++
11	N/180 000	++	++	5—6 c		++	+++
12	N/240 000	+++	+++	+		+	++
13	N/600 000	++	+	+		++	++
14	N/1 20 000	+	++	conj.		conjug.	+
15	H_2O	rien	rien	rien		rien	rien

2° expérience.

No.	Concentrations	$NiCl_2$ Jours 1° matin 9 h	$NiCl_2$ Jours 1° soir 3 h	$NiCl_2$ 2° matin 9 h	$NiCl_2$ 3°	$CoCl_2$ 1° matin 9 h	$CoCl_2$ 1° soir 3 h
1	N/12 000	morts	. . . . .	. . .	absence de couples	rien	rien
2	N/18 000	”	”	”		5—6 c	+
3	N/24 000	rien	rien	rien		++	++
4	N/36 000	”	”	”		+++	++++
5	N/48 000	”	”	”		++++	++++
6	”	”	”	”		++++	+++++
7	N/60 000	8—9 c	+	”		+++++	+++++
8	”	conjug.	conjug.	3—4 c		++++++	+++++
9	N/120 000	++	+	5—6 c		+++	++
10	N/180 000	++	++	+		++	+++
11	N/240 000	++++	+++	+		++	+
12	”	+++	+++	conj.		conjug.	++
13	N/600 000	++	++	+		+	++
14	N/1 200 000	+	conjug.	5—6 c		conjug.	5—6 c
15	H_2O	rien	**conjug.**	6—7 c		3—4 c	rien

Exp. tab. p. 84.



XXXII.

de Ni''-Co'' et Fe'''.

1° expérience.

		No.	Concentrations	$FeCl_3$			
2°	3°			Jours 1°		2°	3°
matin 9				matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
rien	absence de couplus	1	N/4800	rien	rien	rien	absence de couples
"		2	N/8000	"	4—5 c	2—3 c	
+		3	N/16 000	conjug.	+	conjug.	
conjug.		4	N/24 000	++	+++	+	
+		5	N/32 000	++++	++++	+	
+		6	N/48 000	+++++	++++++	++	
++		7	"	+++++	+++++	+	
++		8	N/60 000	+++	+++++	++	
+		9	"	+++++	++++++	++	
conjug.		10	N/80 000	+++	+++++	+	
5—6 c		11	N/160 000	+++	++++	+	
2—3 c		12	N/240 000	+++	++	+	
conjug.		13	N/320 000	++	++	conjug.	
3—4 c		14	N/600 000	++	+	+	
rien		15	N/1 600 000	+	conjug.	3—4 c	
		16	H_2O	rien	5—6 c	rien	

2° expérience.

rien	absence de couples	1	N/4800	rien	rien	rien	absence de couples
+		2	N/8000	3—4 c	5—6 c	"	
+		3	N/16 000	+	++	conjug.	
+		4	N/24 000	+++	+++	conjug.	
++		5	N/32 000	+++	++++	+	
++		6	N/48 000	+++++	++++++	++	
+		7	"	+++++	++++++	++	
++		8	N/60 000	++++++	+++++	+	
+		9	"	++++	++++++	++	
conjug.		10	N/80 000	++++	+++++	+	
5—6 c		11	N/160 000	++	+++	++	
3—4 c		12	N/240 000	++	+++	8—9 c	
rieu		13	N/320 000	+	++	conjug.	
2—3 c		14	N/600 000	++	++	+	
rien		15	N/1 600 000	conjug.	conjug.	+	
		16	H_2O	rien	rien	rien	

Résumé p. 348.

Tableau XXXIII.

$PdCl_4$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/6000	morts	....		morts	....	
2	N/12000	rien	rien		rien	rien	
3	"	"	"		"	"	
4	N/15000	"	"		"	"	
5	"	"	"		"	"	
6	N/24000	2—3 c	6—7 c		3—4 c	5—6 c	
7	"	5—6 c	5—6 c		2—3 c	6—7 c	
8	N/30000	conjug.	conjug.		5—6 c	8—9 c	
9	"	5—6 c	conjug.		3—4 c	conjug.	
10	N/48000	++	++		conjug.	++	
11	"	++	+++		+	++	
12	N/60000	++++	+++		++	+++	
13	"	++++	+++++		+++	++++	
14	N/96000	++++	++++		+++	++++	
15	"	+++	+++++	absence de couples	+++	+++++	absence de couples
16	N/120000	+++	++++		+++	+++	
17	"	+++	+++		++++	+++	
18	N/150000	++++	+++		+++	++++	
19	"	+++	++		+++	+++	
20	N/300000	++	++		+++	+++	
21	"	++	+++		++	++	
22	N/600000	++	+		++	+++	
23	"	++	+++		+	++	
24	N/1 500000	++	+		++	+	
25	"	++	+++		+	+	
26	N/3 000000	++	+		+	+	
27	"	+	conjug.		conjug.	conjug.	
28	N/6 000000	conjug.	6—7 c		conjug.	conjug.	
29	H_2O	3—4 c	rien		rien	rien	
30	"	rien	2—3 c		"	"	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXXIV.

$PtCl_4$.

No.	Concentrations	1° exp. Jours 1° matin 9 h	1° exp. Jours 1° soir 3 h	1° exp. 2° matin 9 h	2° 1° matin 9 h	2° 1° soir 3 h	2° 2° matin 9 h
1	N/3000	morts	. . . .		morts	. . . .	
2	"	"	. . . .		"	. . . .	
3	N/6000	rien	rien	morts	rien	rien	morts
4	N/9000	"	"	rien	"	"	rien
5	N/12000	"	"	"	"	"	"
6	"	"	"	"	"	"	"
7	N/15000	4—5 c	6—7 c	"	6—7 c	3—4 c	"
8	"	rien	rien	"	rien	rien	"
9	N/24000	conjug.	+	"	+	conjug.	"
10	"	6—7 c	3—4 c	"	2—3 c	conjug.	"
11	N/30000	+	++	"	+	++	"
12	"	++	+++	"	+	+	"
13	N/48000	+++	++	"	++	+++	"
14	"	+++	++	"	+	++	"
15	N/60000	+++	+++	"	+	+++	"
16	"	++	+++	"	+++	++	"
17	N/120000	++++	+++++	"	++++	+++++	"
18	"	+++	++++	"	++++	++++	"
19	N/150000	++++	+++++	"	+++	++++	"
20	"	+++	++++	"	++++	+++++	"
21	N/300000	+++	++	"	++	+++	"
22	"	+++	+++	"	+++	+++	"
23	N/600000	++	++	"	++	+	"
24	"	++	++++	"	conjug.	+	"
25	N/1500000	++	+	"	+	+	"
26	"	+	conjug.	"	+	conjug.	"
27	N/3000000	conjug.	+	"	+++	+	"
28	"	conjug.	conjug.	"	conjug.	+	"
29	N/6000000	conjug.	conjug.	"	conjug.	conjug.	"
30	"	conjug.	conjug.	"	+	conjug.	"
31	H_2O	conjug.	5—6 c	"	rien	2—3 c	"
32	"	rien	rien	"	"	rien	"

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXXV.

Expériences comparatives des chlorures de Pd et Pt.

No.	Concen-trations	1° expérience								2° expérience							
		$PdCl_4$				$PtCl_4$				$PdCl_4$				$PtCl_4$			
		Jours 1°		2°	3	1°		2°	3	Jours 1°		2°	3°	1°		2°	3°
		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h		matin 9 h	soir 3 h	matin 9 h	
1	N/6000	morts	. . . . . .		absence de couples	morts	. . . . .		absence de couples	morts	. . . . . .		absence de couples	morts	. . . . .		absence de couples
2	N/15 000	rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien	
3	N/30 000	6—7 c	conjug.	5—6 c		5—6 c	3—4	rien		2—3 c	5—6 c	3- 4 c		8—9 c	conjug.	conjug.	
4	N/48 000	+	++	conjug.		conjug.	conjug.	4—5 c		++	+	conjug.		conjug.	+	5—6 c	
5	**N/60 000**	++++	+++	+		++	++	+		++	+++	+		+	++	+	
6		+++	++++	+		+	++	conjug.		+++	++++	+		+	++	+	
7	**N/90 000**	++++	+++++	**conjug.**		+++	++	+		++++	+++++	+		++	+++	+	
8		+++	++++	+		+	+++	+		+++	++++	+		+++	++	conjug.	
9	**N/120 000**	+++	+++	+		+++	++++	+		+++	+++	+		+++	++++	+	
10		++++	+++	+		+++	++++	++		+++	++	conjug.		++	+++	++	
11	**N/150 000**	+++	++	+		++++	++++	+		++	+++	conjug.		+++	++++	+	
12		++	+++	++		+++	++++	+		++	++	+		++++	+++	+	
13	N/600 000	+	++	+		++	++	+		++	+	5—6 c		++	+++	3—4 c	
14	N/1 500 000	+	+	+		++	+	7—8 c		+	++	2—3 c		+	++	conjug.	
15	N/3 000 000	conjug.	conjug.	5—6 c		+	conjug.	3—4 c		+	conjug.	5—6 c		conjug.	conjug.	5—6 c	
16	H_2O	rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien		rien	rien	rien	

Exp. tab. p. 350. Résumé p. 348.

Tableau XXXVI.

Expérience de l'association de chlorures.

No.	Chlorures	1° expérience Jours 1° matin 9 h	1° expérience Jours 1° soir 3 h	2° matin 9 h
1	NaCl N/1200	++++	+++	absence de couples
2	„	+++++	++++	
3	$HgCl_2$ N/12000000	+++	++	
4	„	++	++	
5	NaCl N/1200 + $HgCl_2$ N/12000000	+++++	++++	
6	„	++++++	+++++	
7	NaCl N/24	rien	rien	
8	NaCl N/24 + $HgCl_2$ N/12000000	5—6 c	+++	
9	„	+++	++++	
10	$FeCl_3$ N/60000	++++++	+++++	
11	„	++++++	+++++	
12	$FeCl_3$ N/60000 + $HgCl_2$ N/12000000	+++++++	++++++	
13	„	++++++	+++++	
14	NaCl N/1200 + $HgCl_2$ N/12000000 + $FeCl_3$ N/60000	+++++++	+++++	
15	„	+++++++	+++++++	
16	NaCl N/1200 + $FeCl_3$ N/60000	rien	rien	
17	„	++	++	
18	NaCl N/1200 + $FeCl_3$ N/4800	rien	rien	
19	„	„	3—4 c	
20	$FeCl_3$ N/4800	rien	rien	
21	„	„	„	
22	LiCl N/1200	++++	+++	
23	KCl N/4800	++++	++++	
24	$CaCl_2$ N/1800	+++++	++++	
25	LiCl N/1200 + $FeCl_3$ N/60000	+++++	++++	
26	„	rien	rien	
27	KCl N/4800 + $FeCl_3$ N/60000	+++++	++++	
28	„	++	+++	
29	NaCl N/1200 + $CaCl_2$ N/1800	++++	+++	
30	„	+++	+++	

Exp. tab. p. 350.

Cryptosporidium parvum (sp. nov.), a Coccidium found in the small intestine of the Common Mouse.

By
E. E. Tyzzer,
(From the Laboratory of the Cancer Commission of Harvard University.)

(With plates 22 and 23.)

In the study of the parasitic protozoa it is obviously important to distinguish between different species, forms of which may become intermingled in the course of their development in a single host. Such mixed infections have in certain instances undoubtedly led to erroneous conclusions. Thus the presence of coccidia as well as amoebae in the disease of turkeys known as 'blackhead', has led Hadley (1) and others to conclude that the organisms originally described by Smith (2) as amoebae are merely developmental forms of coccidia. The number of parasitic species which may be harbored by a single host, — as for example the common tame mouse, — would show that caution is indicated in the interpretation of the relationship of the various forms presented. Experimental infection together with the natural epidemiology should supplement morphological study in the establishment of a species.

The gastric glands of tame laboratory mice frequently contain great numbers of a coccidium, *Cryptosporidium muris*, (Tyzzer 3) which live upon the surface of the gland epithelium and at no period of their development penetrate the cells. The mouse also frequently harbors coccidia which develop upon the surface of the epithelium of the intestinal villi. Although these organisms are somewhat

smaller than those which infect the gastric glands, their morphological similarity is such and their relation to the host cell so nearly identical that points of difference might readily be interpreted as evidence of variation in a single species. Conclusive evidence has been obtained, however, that these surface-dwelling coccidia of the small intestine are of a species quite distinct from that which occurs in the gastric glands of the mouse.

Similar organisms are occasionally found attached to the epithelium of the small intestine of the rabbit. In fact, organisms of this type were first observed in a rabbit's intestine which presented an extensive infection with *Eimeria stiedae*, and for a time I interpreted them as merozoites of the latter species which had become rounded previous to penetrating epithelial cells. The discovery of similar organisms in the small intestine of the mouse in the absence of any larger forms of coccidia, and the presence in these of numerous segmenting forms led me to believe that the rabbit's intestine in this case was infected with both *Eimeria stiedae* and another species of parasite. Subsequently the small, surface-dwelling coccidia were found in large numbers in the small intestine of a rabbit in which but few of the larger intracellular coccidia could be found. The organisms which live upon the surface of the intestinal epithelium of the rabbit may become somewhat larger than those which are found similarly situated in the mouse, but it has not been ascertained whether we have to deal with a single or with two distinct species. Since the feeding experiments necessary for the determination of this point have not yet been made, the forms found in the rabbit will not be considered in the description to follow.

In order to settle definitely whether the organisms under discussion represented a variety of *Cryptosporidium muris* or a distinct species, it was necessary to infect mice experimentally by feeding them infectious material. In the study of *Cryptosporidium muris*, the gastric mucosa and stomach contents of infected mice were mixed with cooked bread and milk and fed to young mice which had just been weaned. It was possible in this way to infect the stomachs of young mice, and this was shown by the presence of Cryptosporidium muris in the gastric glands of the three mice which ate the infectious material and by the absence of this coccidium in the gastric glands of three other mice of the same litter which were set aside as controls. *In none of the three mice experimentally infected with Cryptosporidium muris were there any surface-dwelling organisms of similar character in the small intestine.*

The next step undertaken was to infect young mice with the intestinal organisms under consideration by feeding them the intestinal contents and the intestinal mucosa of mice in which such organisms were demonstrated. It was important to obtain such material from mice in which there was no infection of the gastric glands.

Feeding Experiment, (2072).

In a lot of five young mice one died, and the gastric glands of this mouse showed no parasites, whereas the small intestine presented large numbers of small parasites attached to the surface of the epithelium. On this basis it was tentatively assumed that the other four mice were similarly infected. They were accordingly killed, the gastric mucosa of each examined fresh, the stomach and a small portion of the small intestine of each set aside for histological examination, and the remainder of the small intestine stripped and mixed with bread and milk. A litter of seven young mice were weaned for the experiment. In order to ascertain whether the lot was already infected with either the gastric or the intestinal parasite, one of the seven (See Test Mouse) had been previously killed and its stomach and intestine examined for parasites. That it was free from either of the forms in question indicated that the lot as a whole might be uninfected. Fortunately this proved to be the case as subsequent data will show. The bread and milk mixed with intestinal contents was then fed to three of this litter, and the other three mice were kept as controls in a separate cage. This, as well as the cage in which the fed mice were placed, had been previously sterilized and all the food subsequently given was thoroughly cooked and the drinking water boiled. The transference of the parasites from extraneous sources to these cages was guarded against by boiling the food and drinking dishes each day and by preventing the access of flies and other insects. The symbols + and O indicate the presence or absence of surface-dwelling coccidia.

From the fact that *Cryptosporidium muris* was not found either in fresh preparations or in stained sections of the stomachs of the mice which furnished the intestinal contents, it is probable that this organism was not present in the material fed in this experiment. The examination of sections of the stomach and intestine of the four mice whose intestinal contents were used furnished the following data.

Mouse A.	Stomach O.	Intestine	+.	No Lamblia, no Hexamitus.	
Mouse B.	„ O.	„	+.	Lamblia and Hexamitus present.	
Mouse C.	„ O.	„	+.	„ „ „ „	
Mouse D.	„ O.	„	O.	Hexamitus present.	

Although three of the four mice whose intestinal contents were used were infected with the organism in question, none showed any infection of the gastric glands.

Test Mouse.

No. 1. Killed previous to experiment. Stomach O. Intestine O. Lamblia numerous.

Fed Mice.

No. 2.	Killed after	4	days.	Stomach	O.	Intestine	+.
No. 3.	„ „	8	„	„	O.	„	+.
No. 4.	„ „	12	„	„	O.	„	+.

Control Mice.

No. 5.	Killed after	4	days.	Stomach	O.	Intestine	O.
No. 6.	„ „	8	„	„	O.	„	O.
No. 7.	„ „	12	„	„	O.	„	O.

As the result of this experiment it is clearly shown that the organism which lives on the surface of the intestinal epithelium is a distinct species from that which inhabits the gastric glands of the mouse. Both the gastric and the intestinal species may occur in the same individual under ordinary laboratory conditions, but either is frequently present in great numbers in the absence of the other. That the intestinal species is not a developmental form of any one of the intestinal flagellates is shown by its occurence in large numbers in mice which do not harbor the latter. On the other hand although intestinal flagellates have been found in a large proportion of the mice killed in this laboratory during the past six months, the surface-inhabiting coccidium has been found in only one case. In fact, on account of its disappearance here in our stock of mice, it was necessary to obtain material from another source in order to complete the present investigation. Morphological study has shown no intermediate forms suggesting that the surface-dwelling organisms belong to any species hitherto described. Although during a period of several years the intestines of a large number of mice

have been examined histologically, the larger coccidium, *Eimeria falciformis*, has never been found.

In the morphological study of the species here described, fresh preparations, stained smears, and stained paraffin sections were employed. Fresh preparations were made by opening the small intestine of a mouse immediately after it had been killed, gently scraping the surface of the mucosa with the edge of a knife so as to obtain the villi rather than the tissue from the deeper layers, and mounting the material thus obtained in thin intestinal fluid between slide and cover glass. Smears were made from material gently scraped from the surface of the mucosa, allowed to dry while exposed to the fumes of osmic acid and stained by the Giemsa method. Thinner and more satisfactory smears were made by mixing the material scraped from the intestinal mucosa with mouse serum. It appears to be necessary to remove every trace of osmic acid from the smears by subjecting them to several changes of absolute alcohol before staining, otherwise they have a tendency to fade more rapidly than is desirable. Sections were stained with eosin and Unna's alkaline methylene blue and with Mallory's phosphotungstic acid hematoxylin after fixation in Zenker's fluid. By the former method the chromatin of the parasites was colored red and the cytoplasm blue, so that the color scheme was similar to that produced by the Giemsa stain. The phosphotungstic acid hematoxylin was valuable for the demonstration of the microgametocytes in sections.

The morphological study of this organism has been attended with certain difficulties. It is so small that the details of structure can not be readily distinguished in all forms in stained sections. It adheres with such tenacity to the surface of the epithelium that with the exception of the merozoites comparatively few organisms are disassociated from the epithelium in smear preparations, and unless they lie free it is often impossible to distinguish minute structural details. The conditions are much less favorable for obtaining satisfactory smear preparations than is the case in *Cryptosporidium muris*, accumulations of which occur in the dilated gastric glands. It is important to obtain material for study from mice the gastric glands of which are not infected with the latter species, for the similarity between it and the intestinal species is so great that the escape of immature organisms from the stomach into the intestine might possibly lead to confusion in case of certain forms. Comparatively few forms representing late stages in the development of the spores have been found in smear preparations, and it appears

probable that such forms ordinarily become detached from the epithelium before they are fully mature and are passed along in the intestinal contents with which they become mingled. Such being the case it has been necessary to base conclusions concerning some points in development on the study of a comparatively small number of forms of certain types. Other phases of development were, however, very readily worked out, and, although a few details are still lacking, sufficient data have been obtained to justify the description and classification of this organism.

Occurrence. — This species is found in the small intestine of the tame varieties of the common mouse, individuals of which may be found infected at all seasons of the year. It has not been determined whether it occurs in other animals, although organisms of similar appearance and having the same relation to the host cells are found in the small intestine of the rabbit. All growing forms are attached to the surface of the mucous membrane where they either indent or are buried in the striated border, or cuticula of the epithelium. The smaller individuals of this species are commonly situated in contact with the inner or cytoplasmic surface of the cuticula; hence are not strictly speaking extracellular, although no form has been found which penetrates the cytoplasm of the epithelial cell. These parasites as they increase in size attain a diameter which exceeds the thickness of the cuticula, and thus produce minute defects in the external or striated layer of the latter. The more intensely staining line or membrane which limits the cuticula from the cytoplasm of the cell remains intact, although there may be otherwise a considerable loss of substance from the striated portion of the cuticula, especially in areas in which the organisms are distributed in close proximity to one another. These parasites are usually distributed over the entire surface of the intestinal villi, but are never found in the glands. They are found less frequently near the bases of the villi than near the tips where they often occur in large numbers in the irregular depressions which indent this portion of the epithelial surface. Either their development is favored by such irregularities in the surface or being less exposed to the mechanical action of the intestinal contents, their period of attachment is prolonged. They may occur in the surface of the mucosa of the small intestine from the pylorus to the ileo-coecal valve. Although these organisms frequently occur as high as the pylorus, they never extend to the mucous membrane of the stomach, and they are usu-

ally more numerous below the region of Brünner's glands where they are not exposed to so great an extent to the acid products of gastric digestion. In no instance has the epithelium of the coecum or large intestine been found infected.

Structural features common to various forms. — The coccidium living in the surface of the epithelium of the small intestine presents great structural similarity to that which infects the gastric glands. Since it is protected during its early growth by the cuticula in which it lies imbedded, a dense limiting membrane is not required by all the growing forms as is the case with the gastric coccidium. The limiting membrane is, however, a well defined structure in that form, — the oöcyst, — which presumably passes from the body in the feces. The oöcyst possesses a thin dense wall which in smears is stained pinkish by the Giemsa method (Figs. 49—51). In other attached forms the limiting membrane is evidently extremely thin. It is occasionally demonstrable in stained smears as a delicate line surrounding and often slightly separated from the protoplasm of the organism. In sections there is rarely more than the suggestion of such a limiting membrane.

In this species there is a modification of the protoplasm which evidently enables the parasite to maintain its position on the surface of the epithelium. Owing to the small size and the delicacy of these organisms it is a less prominent feature than the "attachment organ" previously described in *Cryptosporidium muris*. In stained sections, organisms are found imbedded in the cuticula of the epithelium of the villi, in most instance with a portion of their surface in actual contact with the dense line which marks off the cuticula from the cytoplasm of the epithelial cells. On the side of their attachment, the parasites are slightly drawn out so as to form a short process with a convex surface which is applied to a crater-like concavity in the line limiting the cuticula. This portion of the organism may appear clear or slightly tinted with pink so that it is differentiated from the remainder of the cytoplasm which stains blue by the eosin and methylene blue method. In smears stained by the Giemsa method, this portion of the organism appears as a bulging process, within which is material that takes a reddish stain in contrast with the blue stained cytoplasm. Whereas in sections this structure always appears as a blunt rounded process, in smears it frequently terminates in a blunt conoidal point but in some instances it appears drawn out and slender. A delicate shred or filament which may possibly

be derived from the host cell is occasionally found projecting from the attachment organ, (Fig. 13).

Many forms of this species present in smear preparations minute vacuoles. These probably represent globules of lipoid material such as occur in *Cryptosporidium muris*, for they take a brownish tint when acted on by osmium tetroxide. These globules are not only absolutely but relatively smaller than those of the latter species and do not constitute a prominent feature. Specific granules occur only in the macrogamete and will be taken up in the description of that form.

This species presents a variety of forms, the significance of which is readily interpreted as constituting a developmental cycle of a relatively simple type. Forms which show evidence of division into numerous very minute elements have been interpreted as microgametocytes, those which divide into a smaller number of larger elements as schizonts, and those which possess specific granules and which eventually acquire a relatively thick limiting membrane as macrogametes.

Schizont (Agamont). — Under this term are included those forms which after a series of nuclear divisions divide into eight slender falciform organisms. The young forms assume a rounded shape subsequent to their attachment to the epithelium, and they may at first measure no more than 1.5 microns in diameter. These minute organisms each possess a nucleus which stains a characteristic reddish purple with the Giemsa stain. The attachment organ may be seen in favorable instances projecting from the surface, but the organisms are not always so placed that it appears in profile. The pink or reddish tint which this structure acquires with the Giemsa staining method makes it more readily distinguishable. The remainder of the cytoplasm is stained an intense blue and is without any charecteristic granules. The smallest forms which have recently become attached to the epithelium are frequently elongated in a direction perpendicular to the surface (Fig. 21), but the larger coccidia are ordinarily nearly spherical in shape. Certain organisms are rather broad, others somewhat irregular in outline. This irregularity which appears for the most part in stained sections may be of the nature of an artifact due to the shrinkage of their limiting membrane. Larger forms of this type are either somewhat ovoidal or nearly spherical in shape and are enclosed in a very delicate membrane which appears as a thin line often with a pinkish or reddish tinge. One or two small vacuoles are frequently distin-

guishable in the cytoplasm. There is apparently a series of three nuclear divisions, for segmentation of the cytoplasm commences with the appearance of eight nuclei. Preparatory to nuclear division the chromatin assumes the form of rounded granules of uniform size (Fig. 5). These granules collect in two masses at opposite poles of the nucleus and by the drawing apart of the two masses nuclear division is accomplished (Fig. 35). With the completion of nuclear division the chromatin loses its distinct granular form and becomes more diffusely distributed in the daughter nuclei. The nuclei of the schizont become situated at the surface of the organism opposite to the organ of attachment (Figs. 22 and 36). Cleavage depressions appear between the nuclei which deepen so that the body of the schizont is divided into eight falciform merozoites. In those instances in which segmentation is incomplete, the immature merozoites are attached by one extremity to a residual mass of cytoplasm, and a small residual mass is left after the merozoites become free. The maximum diameter attained by the schizont never exceeds 5 microns, and many segmenting forms are considerably smaller, some measuring no more than 3 microns. Great disparity of size is manifested in organisms of similar type as they are studied in smear or in section. Certain forms appear almost twice as large in smear as in section, and it seems reasonably certain that this is due to a flattening of the less resistant organisms either by pressure or by drying. Since flattening often serves to bring out structure which is more or less obscure in those organisms which have retained a more nearly spherical form, more or less flattened schizonts were selected for certain of the figures illustrating this paper.

Merozoite (Agamete). — The merozoite varies from 2.5 to 5 microns in length and from 5 to 7 microns in thickness. The nucleus lies in the thickest portion of the organism near one extremity. The nucleus varies considerably in shape and may be approximately spheroidal but is usually elipsoidal. The chromatin is frequently massed at the ends of the nucleus in smear preparations causing the latter to appear dumb-bell shaped or double (Fig. 11). There is quite frequently a granule at some point in the cytoplasm between the nucleus and the posterior extremity (Fig. 11, 28 and 31). In those merozoites in which this granule is situated near this extremity it is stained a distinct red. There are frequently observed merozoites in which this granule is situated within a tiny nob-like swelling at the extremity of the organism constituting a structure which agrees in every respect with the organ of attachment obser-

ved in the rounded form. There is a minute vacuole in the cytoplasm of many of the larger merozoites.

Microgametocyte. — Forms of smaller size than the schizonts, which possess a relatively large amount of chromatin, and give rise to sixteen minute elements are interpreted as microgametocytes. The microgametocytes in their early development are practically indistinguishable from the young schizonts although it is to be presumed that they are of smaller size than the latter. The staining reaction is similar, but the microgametocytes possess a relatively larger amount of nuclear material as compared with the cytoplasm. Nuclear division commences in much smaller individuals than is the case with the schizonts and this results in two, four, eight, and finally sixteen masses of chromatin. These chromatin masses acquire a position at the surface of the microgametocyte away from its point of attachment and as the organism matures project outward from the surface (Figs. 3 and 45). These chromatin masses eventually assume the form of very slender rods associated with which is more faintly stained material. The mature microgametocyte is approximately spherical in shape with the organ of attachment projecting slightly from its surface. A spherical mass of residual material in which there is frequently a vacuole remains after the formation of the microgametes.

Microgamete. — It has not been found possible thus far by any of the staining methodes used to demonstrate clearly the outline of these elements. The rods of chromatin measure about one micron in length and not over 4 microns in thickness. Associated with these rods of chromatin there is a faintly stained material for which no distinct form has been demonstrated.

Macrogamete. — In fresh preparations of the villi of infected mice, the macrogametes, and the more mature forms, — oöcysts, — are distinguishable from the other forms by their granules. These are minute and refractive so that it is often possible to distinguish the peripherally arranged granules from the centrally situated nucleus. When subjected to solutions of iodine, these granules take on a reddish brown tint, thus reacting in a manner similar to those of *Cryptosporidium muris*. A reagent consisting of equal parts of Lugol's solution and glycerine applied directly to fresh scrapings of infected intestinal mucosa serves to bring out these granules very clearly. In sections the macrogametes appear larger than either the schizonts or the microgametocytes (Figs. 17 and 23). A thin dense limiting membrane is demonstrable. The

cytoplasm appears to have a loose vacuolated structure and usually presents several deeply stained irregular masses, some of which are stained intensely blue, others a more reddish tinge. In smear preparations stained by the Giemsa method comparatively few of the more mature forms, — oöcysts, — could be found, and it is probable that after the resistant membrane is fully developed they lose their firm hold on the surface of the epithelium and complete their development as they pass along in the intestinal contents. The younger forms, — macrogametes, — are more numerous, and show in addition to the nucleus a deeply stained granule or aggregation of granules such as that already described in *Cryptosporidium muris*. It is evident that this material increases in amount as the organism increases in size, and that it is left in the form of an irregular mass in the residual material. The cytoplasm is much paler and of a looser structure than in the forms previously described, presumably due to the fact that the iodophilic granules do not appear in smears prepared by the ordinary technical procedures. In the macrogamete there is a demonstrable vacuole present in the cytoplasm and a protuberance from its surface evidently of the nature of an attachment organ, which has a characteristic reddish stain. Occasionally small macrogametes are observed which present in addition to a rounded nucleus, a rod-shaped mass of deeply staining material (Figs. 12 and 46). Since this is of the size and shape of the chromatic portion of the microgametes, it seems probable that such forms represent a stage in the process of fertilization. The details of the subsequent nuclear changes have not been succesfully followed, but organisms of this type have been found with two and with four nuclei so that it is probable that two binary nuclear divisions occur in the zygote. Nuclear division is not followed by cleavage of the entire mass of the oöcyst. The cytoplasm together with the nuclear material separates out from the „Reservestoffe" and becomes apparent on a portion of the surface of the latter which persists as a rounded mass (Figs. 48 and 50). The relation of the protoplasm and the „Reservestoffe" is quite analogous to the relation of the embryo chick and the yolk. Cleavage of the cytoplasm results in the formation of four sporozoites which acquire an elongated form. Since these exceed in length the greatest diameter of the oöcyst, they are bent in U shape over the surface of the rounded mass of residual material (Figs. 13, 25, and 51). There is no evidence of the formation of spores within the oöcyst, but the four sporozoites are formed directly and lie free within the cyst membrane

so that the fully developed oöcyst is essentially a single spore. The mature oöcysts measure from 4 × 3.3 to 4.5 × 3 microns according to their variation in shape. Judging from appearances in smear preparations the protoplasmic portion of the oöcyst assumes a more or less spherical form and retracts slightly from the cyst membrane. Thus in individuals of ovoid form there is a space within the cyst membrane at one or both ends. A rounded residual mass consisting of iodophilic granules, deeply staining granular material, and one or more globules of lipoid material remains after the sporozoites are formed. From this evidence it is apparent that there is no formation of spores within the oöcyst, but that the entire organism becomes a spore.

Sporozoite. — On account of the scarcity of oöcysts in smear preparations sufficient data have not been available concerning the morphology of the sporozoites. Slender bow-shaped or boomerang-shaped organisms occur which are of greater length (5.5 to 6 microns) than the greatest diameter of the segmenting schizonts. Whereas in all mature schizonts observed the merozoites extended from pole to pole without marked bending, the shape of these organisms suggests that they have been bent in U shape previous to becoming free. The nucleus is distinctly rod-shaped and slender as compared with that of the shorter merozoites, and it is situated very near the anterior extremity of the organism (Fig. 53). Further support for the view that these slender forms are of the nature of sporozoites is found in the fact that in the closely related species, *Cryptosporidium muris*, which occurs in the gastric glands, the sporozoites are long and slender as compared with the merozoites. Such evidence as the gastric species afforded of large numbers of sporozoites either escaping from or in the immediate vicinity of the oöcysts and always in groups of four is lacking, for the conditions necessary for such a preparation are not frequently met with. In a single instance one such slender form was observed partly within and partly protruding from a ruptured cyst membrane.

No pairing of the gametocytes „Syzigienbildung" such as occurs in the family Adeleidae (Lühe) has been observed in this species. The production of four sporozoites in the oöcyst without an intervening formation of spores indicates that this organism is of the genus *Cryptosporidium*. When compared with *Cryptosporidium muris*, the correspondence in the number of merozoites arising from each schizont, in the number of microgametes from each microgametocyte, in the number of sporozoites contained in each oöcyst, and the

similarity of the relation to the host cell might lead to the conclusion that we have to deal with two varieties rather than two distinct species. The feeding experiments both with the gastric parasite in a former research and with intestinal parasite in the present investigation furnish conclusive evidence that the two are distinct species. The intestinal species from its smaller size is designated *Cryptosporidium parvum.*

This species from its mode of parasitism forms a connecting link between the strictly extracellular coccidium, *Cryptosporidium muris*, and other coccidia which during growth live within cells of the host. The merozoites of *Cryptosporidium parvum* after becoming attached to the host cell assume a rounded form and become buried in the cuticula. This layer is, however, of sufficient thickness to include only the smaller parasites and as they increase in size, they eventually protrude from the surface. Although not strictly extracellular in its development, — since the youngest forms are buried in the cuticula, — this species can not be considered an intracellular parasite for the reason that the larger growing forms are no longer covered by the cuticula but protrude from its surface. The organ of attachment although not as prominent a feature as that of *Cryptosporidium muris* shows functional efficiency in the tenacity with which these parasites adhere to the intestinal epithelium. The lamina or membrane limiting the cuticula from the cytoplasm of the intestinal epithelium constitutes, however, a much firmer structure to which to adhere than is the case with the surface of the secreting epithelium of the gastric glands.

The granule observed in the cytoplasm of merozoites of *Cryptosporidium muris* has its counterpart in this species. That this granule enters into the structure of the attachment organ there is now convincing evidence. The granule may lie at any point between a position in close proximity to the nucleus and the extremity of the merozoite farthest from the nucleus. As it approaches the extremity of the merozoite it takes a reddish tint with the Giemsa stain, becomes incorporated in a knob-like swelling which corresponds in every respect to the attachment organ of the rounded forms. In fact, it is evident that during the process of differentiation with respect to this structure the merozoites shorten and assume the rounded form. Since the extremity farthest from the nucleus is usually regarded as the posterior one, the surprising point concerning this phenomenon is that the merozoite should attach itself by its 'tail' to the epithelium. Attention is again called to the possible analogy

between the attachment organ of the genus *Cryptosporidium* and the crescentic disk which bulges from the surface of small intracellular forms of the coccidium of the rabbit, *Eimeria stiedae*. In the latter it may represent a vestigeal structure or possibly a portion of the cytoplasm concerning the absorption of food. From the density of the limiting membrane in the case of *Cryposporidium muris* it is probable that its food is absorbed through the attachment organ. In *Cryptosporidium parvum*, although the limiting membrane is extremely delicate in all growing forms, their firm attachment to the cell favors the view that this species also obtains its nutrition directly from the cell rather than from the intestinal contents.

The injury resulting from the infection of the intestinal epithelium with this coccidium is insignificant. It probably amounts to no more than a loss of substance in the striated portion of the cuticula of sufficient extent to accommodate the individual organisms. No inflammatory process results, so that the effect of this parasite upon the host is even slighter than that of *Cryptosporidium muris* which in extensive infections produces dilatation of the gastric glands and leucocytic infiltration of the gastric mucosa. There is apparently no acquired immunity to either species for most extensive infections are found in extremely old mice. Young animals, however, are readily infected experimentally and they, as well as old animals, frequently become infected under ordinary laboratory conditions.

The time taken in the development of the schizont has not been determined. Four days after the infectious material has been fed, the intestinal epithelium presents large numbers of the coccidium in various stages of development, and among these segmenting schizonts are numerous. The development of the oöcyst is completed in the intestine of the mouse, frequently while still attached to the surface of the epithelium. It is quite probable that the sporozoites may escape from oöcysts which from their position in the irregular depressions in the surface of the epithelium fail to become swept along with the intestinal contents, and after attachment to the epithelium undergo further development without having left the body of the host. There is conclusive evidence of autoinfection through the agency of the sporozoites in *Cryptosporidium muris*. In certain cases the sporozoites were found in stained sections escaping from oöcysts situated in the gastric crypts and glands. These were distinguishable from the merozoites by their slender form and their association with the oöcysts.

Cryptosporidium parvum may be readily distinguished from the larger coccidium, *Eimeria falciformis*, which occurs in the small intestine of the mouse, not only from its relation to the epithelium but also from the character and size of the oöcyst. Wenyon (4) in a brief note on the latter species states that the schizonts often form cysts and that the protoplasmic body of these forms is attached at one point to the cyst membrane which is here thickened or invaginated. Great variation in the size of the schizont and merozoites (12 to 3 microns) was also noted. These various points suggest that he may have been dealing with more than a single species. The thickening or invagination of the cyst wall of the schizonts may have represented the point of attachment of a surface-dwelling coccidium. *Eimeria falciformis* has never been observed in the mice of this laboratory.

The chief characteristics of the surface-dwelling coccidium of the small intestine of the mouse may be briefly summarized as follows: —

Cryptosporidium parvum. Sp. nov. — The schizont (agamont) after repeated divisions of its nuclear material divides into eight merozoites (agametes). It is of approximately spherical shape with a minute protuberance which serves as an attachment organ. It is without specific granules. The maximum diameter attained is 5 microns. A mass of residual material is present after segmentation is completed.

The merozoite (agamete) is of falciform shape and its nucleus is situated near the anterior extremity. Merozoites vary from 2.5 to 5 microns in length and from 0.5 to 0.7 microns in thickness. Many present a deeply stained granule which enters into the formation of the attachment organ.

The microgametocyte is somewhat smaller than the schizont, measuring not over 3 microns in diameter. After repeated binary nuclear division, it gives rise to sixteen microgametes which are situated upon the surface of a spherical mass of residual material.

The microgamete when situated on the surface of the residual mass appears as a rod of chromatin from 0.5 to 0.6 microns in length to which is attached faintly staining material. It has not been possible to distinguish the outline of the entire microgamete.

The macrogamete possesses bright refractive granules which stain with iodine in a characteristic manner, arranged near the surface, and also a granular material which stains more intensely. This form develops a relatively dense limiting membrane or cyst

wall and eventually gives rise to four sporozoites without the formation of daughter spores. The mature oöcysts are of oövoidal or speroidal form and do not exceed 4.5 microns in their greatest diameter.

The species develops in the cuticula or striated border of the epithelium of the intestinal villi of the common tame mouse. It at first buries itself in this layer and becomes firmly attached through a modification of a portion of its protoplasm, the attachment organ, to the membrane limiting the cuticula from the cytoplasm of the cell. On increasing in size it projects from the free surface of the cuticula, but never penetrates the cytoplasm. Minute vacuoles, possibly representing globules of lipoid material, appear in stained preparations of many forms. The continuity of this species is evidently effected by the consumption of food contaminated with the feces of infected animals; at least this has been accomplished experimentally.

This species is the second one of the genus found in the mouse, and since similar organism are also found in the intestine of the rabbit, it seems probable that other species may be found belonging to this group. It is remarkable that an organism so minute should show so great structural variation and present modes of propagation analogous to those found in organisms very much larger. These organisms appear to be of such constitution that their structure is destroyed by technical procedures which serve very well for the preservation of tissue cells. If the intestine is not immediately opened on killing an animal and placed at once in the fixative, the nature of these organisms can not be determined, as they are rendered practically unrecognizable by less perfect preservation and can not then be distinguished with certainty from the products of cell degeneration.

References.

1) Hadley, P. B.: Studies in avian coccidiosis. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde 1909 (Orig.) Bd. 50 p. 348.

—: Studies in avian coccidiosis. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde 1910 (Orig.) Bd. 56 p. 522.

2) Smith, T.: An infectious disease among turkeys caused by protozoa (Infectious entero-hepatitis). Bul. U. S. Department of Agriculture 1895, No. 8, 7.

3) Tyzzer, E. E: An extracellular coccidium, *Cryptosporidium muris* (gen. et sp. nov.), ef the gastric glands of the common mouse. J. Med. Research 1910 Vol. 18 p. 487.

4) Wenyon, C. M.: Observations on the protozoa in the intestine of mice. Arch. f. Protistenk. 1907, Supplement I p. 169.

Description of plates.

Plate 22.

The figures shown in this plate are from photographs at a magnification of 1780 diameters with the exception of figures 12 to 16 inclusive which represent 1870 diameters. In other than these specified figures, the magnification is thus the same as that in the colored plate following. Figures 1, 2, 17, and 18 are taken from sections of the small intestine stained with eosin and methylene blue. The other figures of this plate were taken from smear preparations of the mucosa of the small intestine stained by Giemsa's dry method after fixation in osmic acid vapor. The fact that the dimensions of the organisms are probably decreased by shrinkage in stained sections and increased by flattening in dried smears is to be taken into consideration.

Fig. 1. A schizont situated upon the surface of the epithelium of the small intestine, showing the individual merozoites in cross section.

Fig. 2. A group of merozoites derived from a single schizont. To the right of the group an entire merozoite showing the nucleus is apparent. Only portions of the other merozoites appear in this section. Situated in the cuticula on either side are two small organisms showing the characteristic relation to the epithelium.

Fig. 3. A mature microgametocyte. The chromatic portion of the microgametes is apparent. The latter elements are distributed over the surface of a spherical mass of residual material.

Fig. 4. A small organism showing a rather compact nucleus and a large vacuole. It is probable that the size of this organism is exaggerated on account of flattening.

Fig. 5. An organism of the same type as that shown in figure four and probably destined to undergo schizogony. The chromatin appears in the form of several distinct granules.

Fig. 6. A young schizont presenting two nuclei, the chromatin of which is somewhat granular in character.

Fig. 7. A schizont showing further nuclear division into four nuclei.

Fig. 8. An immature schizont showing eight nuclei. The cleavage of the cytoplasm is hardly indicated.

Fig. 9. A schizont showing the arrangement of nuclei and early cleavage of cytoplasm in the surface away from the side of attachment.

Fig. 10. To the left is a schizont showing distinctly the eight nuclei of the merozoites into which it is dividing. The chromatin is distinctly granular in character. The merozoites are not fully formed and are still attached to a rounded mass of residual material in which is a vacuole representing a globule of lipoid material. To the right are two free merozoites. The one to the left shows a



granule at some distance from its posterior extremity. The one to the right shows an indistinct shred attached to its caudal extremity.

Fig. 11. Two long slender falciform bodies, probably merozoites. Both show a massing of the chromation at two opposite ends of the nucleus. At the caudal extremity of the one to the right is a granule which is evidently the anlage of the attachment organ.

Fig. 12. A young macrogamete suggesting a stage of fertilization. To the right the nucleus is shown somewhat indistinctly not being in perfect focus. To the left of this is a deeply stained rod-shaped granule which corresponds in size and shape to the chromatic portion of the microgamete.

Fig. 13. An oöcyst showing a shred extending from the attachment organ below and a suggestion of nuclei at the surface opposite. The deeply stained granules within the organism consist of material which differs in its staining reaction from the chromatin and is invariably left behind in the residual material.

Fig. 14. An oöcyst or spore which is approaching maturity. The enclosing membrane is apparent below where it projects slightly. The body of the organism is nearly spherical and is retracted from the cyst membrane of the lower side. There is indication of the formation of the sporozoites, the nuclei of two of which are in focus at the right hand border of the residual mass.

Fig. 15. A slender organism with an elongated rod-shaped nucleus at its anterior extremity, probably a sporozoite. There is a minute granule at the posterior extremity and a condensation of the cytoplasm midway between this and the nucleus.

Fig. 16. A microgametocyte attached to the free surface of an epithelial cell.

Fig. 17. A section showing organisms attached to the surface of the side of the villus. Their position in the striated border is well shown. The larger organism to the right, from its vacuolated character, is evidently a macrogamete.

Fig. 18. A section of the small intestine showing organisms attached to the surface of the epithelium and situated for the most part in the cuticula or striated border. On the lower surface to the left is a group merozoites resulting from the segmentation of a schizont.

Plate 23.

(All figures shown in this plate were drawn with camera lucida using two mm. oil immersion lens and No. 6 compensating ocular. The microscope was elevated above the level of the drawing so as to give a magnification of about 1780 diameters. Figures 19 to 25 inclusive are taken from sections of the small intestine stained with eosin and methylene blue, figures 26 and 27 from sections stained with phosphotungstic acid hematoxylin, and the remaining figures from smear preparations fixed in osmic acid vapor and stained by Giemsa's dry method.)

Fig. 19. Two minute organisms situated in the cuticula of the epithlelium of a villus.

Fig. 20. A large organism, probably a schizont, attached to the surface of an epithelial cell and presenting a single nucleus. Above this is a schizont showing eight merozoites in optical cross section arranged around a centrally situated mass of residual material.

Fig. 21. Free merozoites, some of which are grouped about a mass of residual material. To the left certain organisms which have become attached are still of elongated form.

Fig. 22. A schizont with nuclei arranged at the surface away from pole of attachment.

Fig. 23. From left to right a schizont with two nuclei, two macrogametes which appear somewhat vacuolated owing to the dissolving out of the iodophilic granules, and to the right of these two uninucleated organisms.

Fig. 24. A macrogamete presenting minute deeply stained rod or granule near its surface and between this and the nucleus a clear space, an appearance suggesting a stage of fertilization.

Fig. 25. A mature oöcyst or spore. Within this four long sporozoites are distinguishable.

Fig. 26. An immature microgametocyte.

Fig. 27. A mature microgametocyte.

Figs. 28—32. These present merozoites showing change in shape and structure attending their attachment to the surface of the epithelium. A granule situated in the cytoplasm acquires a position at the caudal extremity and becomes incorporated in the organ of attachment which is represented below in other figures.

Figs. 33—40. Forms illustrating schizogony. The schizonts in some instances appear larger than they actually are on account of flattening. Forms showing 2, 4, and 8 nuclei are represented. Fig. 35 shows arrangement of chromatin masses in pairs during nuclear division. Fig. 36 shows the granular structure of the chromatin, and this as well as Fig. 38 shows a delicate limiting membrane. Minute vacuoles are apparent in several. In Fig. 40 are represented more or less immature merozoites, one of which shows the bipolar arrangement of chromatin frequently met with in smears.

Figs. 41—45. Various stages in the development of the microgametocyte showing the division of the chromatin into 2, 4, 8, and finally 16 masses. In the mature form, the outline of the individual microgametes is not distinct, but each rod of chromatin is accompanied with faintly stained material.

Fig. 46. A magrogamete showing a rod-shaped granule in addition to the nucleus.

Fig. 47. A small macrogamete with a single nucleus and a mass of red staining granules. Attachment organ below.

Fig. 48. An oöcyst enclosed in dense membrane with attachment organ at lower end. Cytoplasm concentrated at one surface of organism preparatory to division into sporozoites.

Figs. 49—51. Oöcysts presenting dense enveloping membranes and each presenting reddish staining granular material. At the border of the rounded mass of reserve substance are deeply stained granules representing the nuclei of the sporozoites which are bent over its surface.

Fig. 52. A ruptured oöcyst disclosing the nuclei of the four immature sporozoites.

Fig. 53. Elongated slender organisms with a more or less slender rod-shaped nucleus at one extremity. Many show a sharp bend, and it is probable that these are sporozoites.

Fig. 54. A microgametocyte attached to the surface of the epithelial cell.



Sur la revision du genre *Bodo* Ehrbg.

(Réponse à M. le Professeur M. Hartmann.)

Par

A. Alexeieff.

(Hierzu 1 Textfigur.)

Je me vois en obligation de revenir encore une fois sur la question de synonymie *Bodo* Ehrbg. — *Prowazekia* Hartmann et Chagas. M. Hartmann qui a bien voulu répondre (1911) dans cet „Archiv“ à la critique que j'ai faite (1910) de son ordre *Binucleata*, a défendu en même temps la légitimité du genre *Prowazekia.* Je reviendrai ultérieurement sur l'„ordre“ des Binucléates, et je me bornerai ici à faire quelques remarques qui pourront servir à la revision du genre *Bodo* Ehrbg.

Le principal argument que veut faire valoir M. Hartmann pour démontrer la validité du genre *Prowazekia*, établi par lui et Chagas en 1910, est le suivant: toutes les fois qu'on démembre un genre, on doit garder le nom ancien à la forme qui a été la première étudiée d'une façon précise; et M. Hartmann dit à ce sujet que, le Flagellé parasite du Lézard ayant été étudié avec précision le premier, par Prowazek en 1903, on doit lui conserver le nom de *Bodo.* En réalité, M. Hartmann s'est trompé sur la date, et cette erreur corrigée, son principal argument se retourne contre lui: en effet en **1903** a paru le travail de Prowazek (1903) sur les Flagellés libres et là nous trouvons figuré et décrit le Geißelsäckchen (que l'on appelle aujourd'hui kinetonucleus) de

Bodo sp. (libre); et ce n'est qu'un an après, en **1904**, que paraît le mémoire de Prowazek (1904) sur les Flagellés parasites intestinaux, „*Bodo*“ *lacertae* entre autres. Il me semble après cette remarque que la nonvalidité du genre *Prowazekia* est définitivement démontrée. D'autant plus qu'en créant leur genre *Prowazekia* Hartmann et Chagas n'ont tenu aucun compte de l'espèce type du genre *Bodo*: dans ces conditions-là on peut très bien substituer un nom nouveau à l'ancien nom d'un genre quelconque si bien déterminé soit-il. [1])

D'après Stiles (1902) qui s'est occupé à mettre un peu d'ordre dans la nomenclature de certains genres de Flagellés, l'espèce type du genre *Bodo* est probablement *Bodo saltans*. La diagnose du genre telle qu'elle se dégage de mes observations sur plusieurs espèces est la suivante: Flagellés à forme du corps variable suivant les espèces, mais assez constante pour une espèce donnée; deux flagelles dont l'un dirigé en avant, l'autre récurrent (généralement plus long que le précédent); ces deux flagelles se détachent d'un petit grain géminé situé en avant d'un volumineux corps chromophile (kinetonucleus); noyau principal possédant un gros caryosome et peu de chromatine périphérique, placé vers le milieu du corps; une vacuole pulsatile située vers l'extremite antérieure du corps en face du kinetonucleus; nutrition par englobement des proies solides. Ce sont des Flagellés libres, ubiquistes [2]) qui peuvent présenter aussi des cas de parasitisme accidentel. La spécification est basée sur la forme du corps, la longueur respective de deux flagelles, le mode de déplacement; dans certains cas on tiendra compte du rapport qui existe entre le diamètre du caryosome et celui de la vésicule nucléaire.

La délimitation du genre est à faire: 1° du côté de la forme parasite du Lézard; 2° du côté du genre *Cryptobia* (= *Trypanoplasma*).

---

[1]) Hartmann assure avoir vu un *Bodo* libre sans kinetonucleus; il en a donné une figure dans le travail fait en collaboration avec Chagas (1910). Il serait difficile de déterminer un Flagellé d'après une figure schématique qui n'indique guère que les contours; cependant je puis certifier que ce n'est pas là un *Bodo*: c'est probablement un *Cercomonas*, ou une *Dimastigamoeba*, ou tout autre Flagellé à deux flagelles, car il n'y a pas que les *Bodo* qui possèdent deux flagelles l'un dirigé en avant l'autre en arrière.

[2]) Leur ubiquité très grande a été souvent méconnue et a maintes fois servi de cause d'erreur. Ainsi pour n'en donner qu'un exemple, dans le prétendu „stade flagellé“ de *Babesia canis* décrit par Breinl et Hindle (1908) on reconnaît le *Bodo saltans* Ehrbg.

1° *Bodo* libres et Flagellé parasite du Lézard. On ne peut pas les réunir comme l'a fait BÜTSCHLI (1883—87) en un seul genre. J'ai proposé de rétablir pour „*Bodo*" *lacertae* le nom dont s'était tout d'abord servi Grassi pour désigner le parasite qu'il avait découvert: *Heteromita lacertae*. Mais ce procédé n'est pas conforme aux règles de la nomenclature: en effet DUJARDIN (1841) a appliqué le nom d'*Heteromita* aux espèces du genre *Bodo* EHRBG. (1830); par conséquent le nom d'*Heteromita* doit être abandonné et GRASSI (1879), moi-même plus tard (1911), nous avons eu tort de nous en servir. *Schedoacercomonas* ne peut pas être conservé non plus étant donné que le terme *Schedoacercomonas* a été tout d'abord employé par GRASSI pour désigner les espèces du genre *Trichomonas*; le nom *Schedoacercomonas* tombe en synonymie avec le *Trichomonas*. Je propose le nom de *Prowazekella* nom. nov. pour le Flagellé parasite du Lézard; ce Flagellé s'appellera donc: *Prowazekella lacertae* (GRASSI).

2° *Bodo* libres et *Cryptobia*[1]) parasites. J'ai déjà insisté (1909) sur l'existence de termes de passage entre ces deux genres. Le flagelle récurrent peut en effet être accolé légèrement au corps dans les espèces du genre *Bodo;* la membrane ondulante qui résulte de cet accolement a un développement variable chez les représentants du genre *Cryptobia*. La présence des myonèmes ne peut pas non plus servir à caractériser les *Cryptobia*: d'une part ils ne semblent pas être constants chez les *Cryptobia*; d'autre part la fibrille sidérophile qui part du kinetonucleus chez le *C. helicis* se retrouve chez les *Bodo* libres.[2])

La présence du kinetonucleus est constante chez les *Cryptobia* et chez les *Bodo.*[3])

---

[1]) Ayant étudié le *Cryptobia* (= *Cryptoicus* = *Bodo* = *Trypanoplasma*) *helicis* LEIDY et les „Trypanoplasmes" suivants: *T. intestinalis* LÉGER et *T. vaginalis* HESSE, je n'ai trouvé aucune différence suffisamment importante pour répartir ces formes en deux genres distincts; comme d'autre part le *T. intestinalis* par sa morphologie ne se distingue en rien des espèces sanguicoles, il convient de mettre *Trypanoplasma* LAVERAN et MESNIL 1902 en synonymie avec le genre *Cryptobia* (ou *Cryptoicus* 1847) LEIDY 1846.

[2]) WHITMORE (1911) voit dans la présence de cette fibrille chez „*Prowazekia asiatica*" un caractère spécifique; il n'en est rien: j'ai observé cette fibrille chez *Bodo caudatus* et *B. edax* dans les cultures récentes; elle fait défaut chez les individus des cultures un peu âgées.

[3]) CL. HAMBURGER (1911) a décrit récemment sous le nom de *Trypanoplasma gryllotalpae n. sp.* un Flagellé très curieux: la membrane ondulante n'est reliée au corps que sur une faible étendue, ensuite elle se sépare du corps tout en

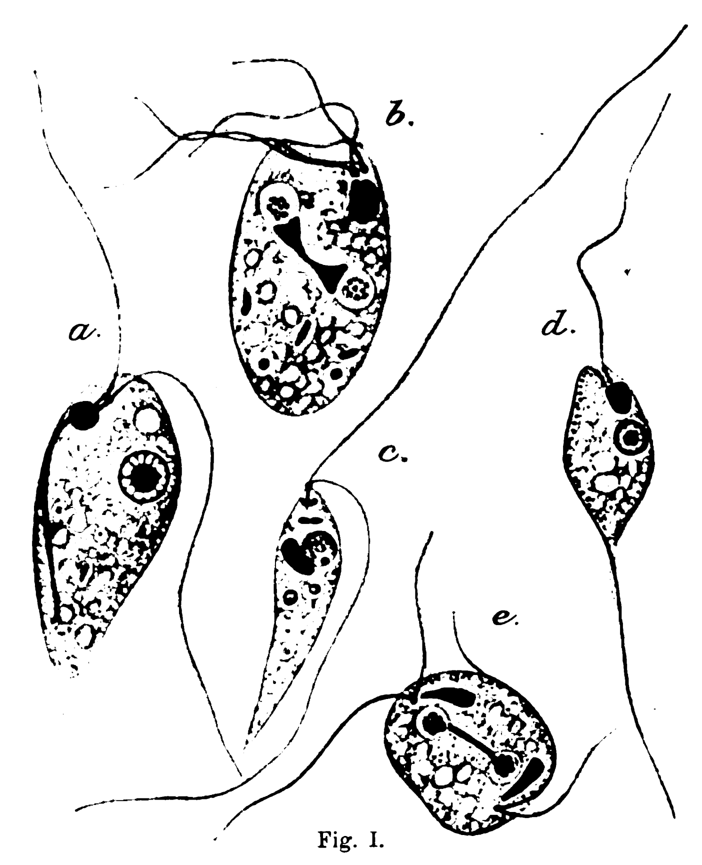


Fig. I.

a et *b*: *Bodo caudatus* (Dujardin) × 2250. *a*: individu à l'état végétatif; on remarquera les deux grains basaux reliés au kinetonucleus par deux tractus; le caryosome du noyau principal est compact; les grains de la chromatine périphérique, en petit nombre, ne sont pas sidérophiles; *b*: individu en division; les nouveaux flagelles sont déjà bien développés; aux deux pôles du noyau en voie de division on aperçoit les deux pseudo-corps polaires formés aux dépens de la chromatine périphérique; entre ces deux pseudo-corps polaires le caryosome est en train de se diviser (figure en sablier) (ce groupement de quatre masses chromatiques est absolument caractéristique de la division nucléaire des représentants du genre *Bodo*). *c*: *Prowazekella* (*nom. nov.*) *lacertae* (Grassi) × 1500; tout à la surface deux petits grains basaux reliés par une racine ciliaire (rhizoplaste) à une cupule de grains; plus bas deux bâtonnets sidérophiles disposés normalement à l'axe longitudinal du corps; au dessous du noyau on voit le pseudo-chromidium. *d* et *e*: *Cryptobia intestinalis* (Léger) × 1500. *d*: individu à l'état végétatif; une série de granulations accompagne la membrane ondulante dans son trajet; deux grains basaux en avant du kinetonucleus; le caryosome du noyau est constitué par un groupe de grains lâchement unis; les grains de la chromatine périphérique, assez nombreux, sont sidérophiles (comparer ce noyau avec le noyau de *Bodo caudatus*); *e*: individu en voie de division; chacun des deux noyaux fils est constitué par un certain nombre (8) de chromosomes; entre les deux groupes de chromosomes on voit s'étendre un tractus fusorial achromatique épais; l'aspect de la mitose (panmitose) est absolument différent de la crypto-haplomitose (un peu particulière) des *Bodo*.

L'étude de la division nucléaire qui est très différente dans le genre *Cryptobia* et dans le genre *Bodo* lèvera la difficulté dans quelques rares cas embarrassants.

L'étude attentive de la structure du noyau à l'état de repos permet du reste aussi de faire la distinction. En effet, le caryosome du noyau des *Bodo* a une consistance dense et c'est à peine si l'on y dinstingue quelques grains plus sidérophiles que la gangue de plastine qui les englobe. Par contre chez les *Cryptobia* on résout facilement le caryosome en plusieurs corpuscules, dont l'ensemble, mal lié et n'ayant l'apparence d'un corps unique qu'aux grossissements relativement faibles, constitue le „caryosome"; rien d'étonnant que ce caryosome perde toute individualité pendant la division nucléaire (fig. I, *e*).

Ainsi on distinguera à l'état végétatif un *Bodo* d'un *Cryptobia* grâce à ces deux caractères différentiels:

A) Chez les *Bodo* le flagelle récurrent est libre ou s'il s'accole au corps, l'accolement n'est que temporaire. Les *Cryptobia* présentent le flagelle récurrent accolé au corps d'une façon permanente.

B) Le caryosome du noyau est compact chez les *Bodo*; il est constitué par plusieurs grains non réunis par une gangue plastinienne chez les *Cryptobia*.

A la division on constatera des différences considérables dans la division nucléaire. Chez les *Bodo* on observe les pseudo-corps polaires formés par la chromatine périphérique (fig. I, *b*), tandis que les deux moitiés du caryosome, fragmentées ou non, forment des sortes de coins se regardant par la pointe et situés entre les deux pseudocorps polaires. Cette mitose rappelle un peu la cryptohaplomitose de certains Eugléniens tels que *Scytomonas pusilla* (voir pour ce terme: Alexeieff, 1911 *a*). La division nucléaire chez les *Cryptobia* est une panmitose c'est-à-dire que tout le matériel chromatique, caryosomien et extracaryosomien, est employé à former les chromosomes; les deux groupes de chromosomes sont reliés par une fibre fusoriale (fig. I, *e*).

Comme on le voit, la division nucléaire est très différente dans les deux genres, mais il ne faudrait pas oublier qu'on n'en est pas

présentant un liséré de protoplasma qui l'accompagne pendant un certain temps. Il n'y a pas de kinetonucleus. Il faudra attendre le memoire définitif pour se prononcer. [Ce Flagellé, ne représente-t-il pas le *Retortomonas* (= *Plagiomonas*) *gryllotalpae* Grassi? Il faut se rappeler d'autre part, que le flagelle récurrent peut saccoler au corps chez les *Cercomonas* et tout particulièrement chez le *C. longicauda* dont le *T. gryllotalpae* s'approche par les dimensions et la forme du corps.]



réduit à s'adresser à l'étude de cette division nucléaire, étant donné que les caractères de l'état végétatif permettront de placer sans hésiter une forme donnée soit dans le genre *Bodo*, soit dans le genre *Cryptobia*.

Paris, le 28 Mars 1912.
(Laboratoire d'Anatomie comparée à la Sorbonne.)

Postscriptum.

J'ai eu l'occasion d'observer récemment dans le jus de pomme de terre un Flagellé que j'ai rapporté au *Phyllomitus undulans* Stein; par la disposition de ses deux flagelles, par la forme du corps et la position du noyau, il m'a rappelé la description du *Trypanoplasma gryllotalpae* de Cl. Hamburger.

Si seulement cette dernière forme représente un Flagellé libre, il y a tout lieu de croire qu'il sera identifié avec un Flagellé déjà connu.

D'une façon générale, il me semble que, parmi les Flagellés libres communs, notamment parmi ceux que l'on trouve dans les infusions de toutes sortes, il n'y a plus de formes nouvelles à découvrir; en cherchant bien dans les mémoires et traités classiques on arrivera à identifier toujours tous ces Flagellés avec des espèces décrites. Que cette identification ne soit pas toujours facile, c'est une autre question.

Bibliographie.

1909 Alexeieff, A.: Formes de passage entre le genre Bodo Ehrbg. et le genre Trypanoplasma Laveran et Mesnil. C. R. Soc. Biol. Paris T. 68 p. 649.

1910 —: Sur quelques points de la structure des „Binucléates“ de Hartmann. C. R. Soc. Biol. Paris T. 69 p. 532.

1911 —: Notes sur les Flagellés. Arch. Zool. exp. T. 6 No. 14.

1911 a —: Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 614.

1908 Breinl, A. et Hindle: Contributions to the morphology and life-history of Piroplasma canis. Ann. trop. Med. and Parasit. Vol. 2.

1883—87 Bütschli, O.: Protozoa. Abt. II. Mastigophora. in: Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs.

1881 Grassi, B.: Intorno ad alcuni Protisti endoparassitici. Atti del Soc. Ital. di scienze nat. Vol. 24.

1911 Hamburger, Clara: Über einige parasitische Flagellaten. Verhandl. des Naturhistor.-Medizin. Vereins zu Heidelberg Bd. 11 Heft 3.

1910 Hartmann, M. et C. Chagas: Flagellatenstudien. Mem. do Inst. Oswaldo Cruz T. 2 Fasc. 1.

1911 Hartmann, M.: Über die Berechtigung der Flagellatenordnung „Binucleata“ und die Gattung „Prowazekia“. Eine Erwiderung an A. Alexeieff. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.

1903 Prowazek, S. v.: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

1904 —: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 Heft 3.

1902 Stiles, Ch. W.: The type-species of certain genera of parasitic Flagellates, particularly Grassi's genera of 1879 and 1881. Zool. Anz. Bd. 25 No. 682.

1911 Whitmore, E. R.: Prowazekia asiatica (Syn.: Bodo asiaticus Castellani and Chalmers). Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Il dualismo nucleare negli Infusorî e il suo significato morfologico e funzionale.

Zweite Abhandlung: Die Nahrung und die Struktur des Macronucleus.[1])

Von

Paolo Enriques (Bologna).

(Hierzu Tafel 24.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

In einem früheren Artikel habe ich die Vermutung geäußert, daß der Macronucleus der Infusorien als ein sekretorisches Organ zu betrachten sei. Um diese Vermutung zu bestätigen, hat Herr

[1]) Die erste Abhandlung (nur theoretische Betrachtung) in „Biologica" Vol. 1 1907. Da ist die Bibliographie vorhanden.

Dr. Guizzardi im hiesigen Institut unter meiner Leitung einen Versuch unternommen, den er aber nicht zu Ende führen konnte, so daß ich selbst die Experimente wiederholt habe, deren Ergebnisse ich hier mitteile.

Der Plan der Versuche war, die Struktur des Macronucleus unter verschiedenen Nahrungsbedingungen zu beobachten, um zu bestimmen, ob ein direkter Zusammenhang zwischen Nahrung und Struktur hier besteht; man hat oft und viel über die Bedeutung des Macronucleus diskutiert, ohne zu tun, was eigentlich nötig war, nämlich zu experimentieren; es ist unmöglich, seine Bedeutung zu erklären, solange man nicht seine Struktur mit den Lebenstätigkeiten der Tiere in Zusammenhang bringt. Hier sei die Nahrung und die Bildung des Verdauungssecretes besprochen; andere Versuche werden vielleicht in Zukunft auf andere Funktionen des Macronucleus Licht bringen.

II. Material und Technik.

Die studierten Infusorien sind *Opercularia coarctata* und *Stylonichia pustulata.* Beide sind in Heuinfusionen kultiviert mit den Methoden, die ich an anderen Stellen beschrieben habe. Nur sei hier erwähnt, daß „gut ernährte Kultur“ bedeutet, daß die Flüssigkeit und die Tiere der Kultur jeden Tag bis auf eine kleine Menge weggenommen und frisches Heuinfus mit dem bleibenden Teil gemischt wurde; das ist in der Tat das einzige Mittel, um wenige Infusorien mit viel Nahrung zu haben; wenn Nahrung einer sehr infusorienhaltigen Kultur zugesetzt wird, so verhindert der Kampf ums Dasein, daß die Tiere wirklich gut ernährt sind.

Was die Technik der mikroskopischen Präparate betrifft, so habe ich einige Verbesserungen der schon benutzten Methoden eingeführt. Wenn viele Infusorien vorhanden sind, nehme ich einige Tropfen ab, gieße Sublimat hinzu, zentrifugiere einige Minuten, nehme mit einer Pipette die meiste Flüssigkeit ab, und wechsele dann die Flüssigkeiten unter jedesmaligem Zentrifugieren, bis die Infusorien im Toluol sich befinden. Dann setze ich auch Paraffin zu, bringe sie in den Thermostat und wechsele das Paraffin mit der Zentrifuge einige Male, was natürlich nur möglich ist, wenn die Operation ganz rasch gemacht und die Pipette erwärmt wird. Dann gieße ich alles in ein Uhrglas, lasse es einige Zeitlang wieder im Thermostat

und kühle endlich ab. So wird alles vom Augenblick des Todes der Tiere bis zur Inklusion in einer Stunde fertig. Wenn man will, kann man die Tiere vom Toluol direkt in ein Uhrglas mit Paraffin bringen und im Termostat ohne weiteres lange Zeit stehen lassen, wie das Dr. Guizzardi oft getan.

Die Schnitte, die natürlich dünn sein müssen ($2^1/_2$—5 μ), werden auf dem Objektträger aufgeklebt und dann mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt; man hat schon oft gesagt, daß für Infusorien diese Methode rasch gemacht werden muß (eine halbe Stunde im Eisenalaun und ebenso im Hämatoxylin); ich muß auch sagen, daß es oft besser ist, dies noch rascher zu tun, nämlich nicht länger als 10—15′ für jede Flüssigkeit. Außerdem habe ich meine Methode mit Boraxkarmin und Methylgrün benutzt, die viele Vorteile für die Differenzierung der Teile in Infusorienkernen besitzt.

Wenn wenige Tiere vorhanden sind, ist die wiederholte Wechselung der Flüssigkeit gefährlich: es bleiben oft keine Infusorien übrig. Um dies zu vermeiden, wähle ich einige Infusorien (mit einer Pipette, nach der Fixierung im Sublimat), und vereinige sie in einigen Tröpfchen (mindestens 30—50 Individuen); dann bringe ich sie in ein Stück eines Froschdarms, der schon fixiert war, und zwar in der Weise, daß er nicht kontrahiert ist. Um dies zu erlangen, entnehme ich einem Frosch den Darm, führe ein kleines Glasrohr hinein, dann binde ich das andere Ende ab und blase in das Rohr, soweit es möglich ist, ohne den Darm zu zersprengen; den aufgeblähten Darm fixiere ich in Sublimat oder in einer anderen Flüssigkeit; nach der Fixierung entleere ich ihn wieder vollständig und gieße die Tropfen mit Infusorien mit einer dünnen Pipette hinein. Endlich binde ich den Darm wieder in der Nähe der Pipette ab. So habe ich einen geschlossenen Raum, in dem Infusorien liegen und gewiß nicht verloren gehen können während der Flüssigkeitsänderungen bis zur Einbettung in Paraffin. Die Fäden nehme ich nur während des Schneidens weg. Ein Zentimeter Darm genügt im allgemeinen, und man kann leicht Serienschnitte herstellen, in welchen notwendigerweise die Infusorien vorhanden sind. Die Methode geht gut, nur sind immer die Infusorien und der Darm in der oben beschriebenen Weise einzeln zu fixieren. Ich kann sie besonders für kleine Infusorien empfehlen, welche leicht bei der Wechselung der Flüssigkeit verloren gehen; es ist für solche Tiere im allgemeinen nicht nötig oder auch nicht günstig, Schnitte zu machen; man kann aber immer 10—15 μ-Schnitte herstellen, so daß die meisten Individuen

ungeschnitten bleiben, sie werden aber gut auf dem Objektträger aufgeklebt und können leicht gefärbt werden.

Endlich habe ich eine andere Methode benutzt, die ich als fast unentbehrlich betrachte, wenn es sich darum handelt, ein bestimmtes Infusorium, oder ganz spärliche zu präparieren. Ja, es ist möglich, auch ein einziges Infusorium zu fixieren und zu schneiden, und zwar in der Weise, daß es beliebig orientiert liegt. Das technische Verfahren ist ganz einfach. Man nimmt das Infusor mit der Pipette und bringt es in Sublimat oder ein anderes Fixiermittel; dann wieder mit der Pipette in einen Wassertropfen. Andererseits nimmt man ein Stück Gelatine, das man im Wasser quellen und dann unter vorsichtiger Erwärmung, ohne Wasserzusetzung, sich auflösen läßt. Ein Tröpfchen dieser Lösung wird in ein Uhrglas oder über eine Glasplatte gegossen und abgekühlt; dann bringt man über dasselbe den Tropfen mit dem Infusorium und nach einer raschen Mischung beider Tröpfchen in der Wärme läßt man alles abkühlen; das Ganze wird in einigen Minuten fest und kann vom Glas mit einem Bistouri abgenommen werden. Dann muß man unter dem Mikroskop mit ganz schwacher Vergrößerung das Tier suchen; nachdem es wiedergefunden ist, schneidet man ein ganz kleines Stück Gelatin so klein wie man will, z. B. 0,3—0,5 cmm groß, und führt es ins Wasser, Alkohol, Toluol, Paraffin und schneidet es wie gewöhnlich. Wenn man nur Achtung auf die Form dieses Stückes und die Orientierung des Tieres in dem Stück selbst gibt, kann man leicht endlich das Gelatinstück bei der Inklusion in Paraffin so setzen, daß das Tier in einer gewünschten Richtung geschnitten wird. Bei dem Schneiden muß man mit einem Tropfen Wasser vor jedem Schnitt die Gelatine naß machen und nach 2—3 Sekunden den Tropfen selbst wegbringen, sonst bleibt sie zu hart. Die bis 5 μ dünnen Schnitte werden mit Mayer's Gemisch und Wasser auf den Objektträger wie gewöhnlich aufgeklebt und gefärbt. Im Sommer muß man Achtung geben, daß die Gelatinstückchen, während sie in Flüssigkeiten vorhanden sind, nicht mit warmen Objekten in Berührung kommen; z. B. muß man nicht mit den Händen die Glasröhre auch von außen, in der Nähe der Stücke berühren. Außerdem müssen bei der Präparierung der kleinen Stücke die Bistouri aus kaltem Wasser herausgenommen und rasch benutzt werden.

III. Stylonichia pustulata.

1. Die Struktur des Macronucleus im Fütterungs- und Hungerzustande.

Die Struktur des Macronucleus dieses Tieres ist nicht leicht mit den Bedingungen der Nahrung in Zusammenhang zu bringen. Der Grund dieser Schwierigkeit liegt darin, daß die Nahrungsbedingungen oft nicht diejenigen sind, die man glaubt. Gibt man viel zu essen, d. h. fügt man bakterienreiche Flüssigkeit den Infusorien hinzu, so kommt leicht der Fall vor, daß die Stylonichien keine Nahrung aufnehmen, und degenerieren; gibt man keine Nahrung, so können die Tiere doch manchmal etwas zu essen finden in der Flüssigkeit, die natürlich kein destilliertes Wasser sein kann. Es war aber möglich, mit einer sorgfältigen Beobachtung der Kulturen, die Mittel zu finden, um die wirklichen Bedingungen jedes Falles zu bestimmen. Am besten behält man die Kultur, nachdem die Infusorien zum Teil ausgenommen und präpariert worden sind; was in den nächsten Stunden und Tagen in der Kultur geschieht, gibt sichere Auskunft über die vorigen Bedingungen, wenn ein Zweifel noch geblieben war.

Wir fangen mit der Beschreibung des Macronucleus bei hungernden Tieren an. Die Zeitlänge des Hungers hat natürlich einen Einfluß auf die Struktur des Macronucleus; die Verschiedenheiten sind aber nicht wesentlich, und betreffen mehr seine Größe als seine Organisation. Man kann als erste Stadien des Hungers diejenigen betrachten, die bei Tieren einer reich gefütterten Kultur vorkommen, wenn die Zahl der Infusorien ganz groß ist, und keine Nahrung für einen oder zwei Tagen gegeben wurde. Die Entscheidung, ob wirklich ein Hungerzustand eingetreten ist, wird von der Beobachtung geliefert, daß die Teilungen aufgehört haben, und daß die Zahl der Infusorien schon etwas vermindert oder mindestens nicht sehr gewachsen ist, und in den nächsten Tagen noch viel mehr vermindert wird.

Um die Tiere im Inanitionszustand zu beobachten, habe ich einige Individuen mit der Pipette von einer Kultur ausgenommen, wo sie schon im Hungerzustande sich befanden. Ich habe sie vielmals mit reinem Trinkwasser gewaschen, und endlich in diese Flüssigkeit gebracht. Nach vielen Tagen habe ich einige von solchen Tieren mit der Gelatinmethode präpariert. Im Zusammenhang mit der starken Verkleinerung ihres ganzen Körpers, besaßen sie auch einen ganz kleinen Macronucleus. Die Struktur ist wesentlich dieselbe wie vorher, nur die Vacuolen sind auch kleiner geworden. Das



eigentümliche Aussehen der Fig. 2, mit einigen achromatischen Kanälen, hängt mehr von der Richtung des Schnittes, als von einer Eigentümlichkeit dieses Stadiums ab. Was aber sehr interessant ist, ist die Konvergenz der Kanäle gegen den Micronucleus.

Gibt man den Tieren zu essen, dann verschwinden die großen Vacuolen des Macronucleus rasch, uud das Chromatin wird körnchenartig. Nun haben wir eine netzartige Struktur vor uns, bei welcher viele Körnchen leicht sichtbar sind, wobei die Körner in einer achromatischen Masse liegen (Fig. 3). Manchmal bleiben noch einige chromatische Ballen in dieser Masse (Fig. 4), oder es sind auch noch dünne Kanäle sichtbar (Fig. 3). Wir haben eine gewisse Analogie mit den Kanälen des Hungerszustandes, nur sind sie hier ganz dünn, und das Chromatin fein körnelig.

2. Der achromatische Ring.

Bei der Beschreibung der Kerne dieses Genus, die von anderen Verfassern gegeben sind, oder bei den Figuren von *Stylonichia pustulata* und *mitilus*, findet man oft eine Duplizität des Macronucleus: ein achromatischer Ring teilt ihn unvollständig in zwei Hälften. Bei meinen Kulturversuchen mit *Stylonichia pustulata*, habe ich immer häufig dieses Bild gefunden, wenn die Tiere sehr gut ernährt werden, sonst nicht; im Hungerzustande fehlt der Ring vollständig.

Auf Schnitten der Kerne mit dem Ring sieht man leicht wie sich der achromatische Stoff desselben direkt in die achromatische Substanz des Kernes fortsetzt; die Chromatinkörnchen und -netze liegen nämlich in einer achromatischen Grundsubstanz, sie fehlen aber an dem Ort, wo der Ring sich bildet. Derselbe liegt im allgemeinen nicht genau in der Mitte des Kernes, sondern bei jener Extremität, die gegen den anderen Macronucleus gerichtet ist. Es ist so leicht zu verstehen, wie der Ring selbst entstehen kann, mittels einer Vereinigung des Achromatins in jenem Ort; wie er aber dann verschwinden kann, konnte ich nicht feststellen.

Nun hat auch Herr Zweibaum bei *Paramaecium caudatum* beobachtet, daß die Tiere, die gut ernährt sind, keinen runden Macronucleus besitzen, sondern daß er fast in Stücke geschnitten erscheint, mit achromatischen Linien. Dieses Bild ist verschieden von jenem von *Stylonichia*, es scheint aber, daß es dieselbe Bedeutung besitzt.

3. Degenerationsstruktur des Macronucleus.

Dieses Aussehen weisen alle Individuen einer Kultur auf, die sehr gut ernährt ist, wenn dabei nicht so viele Bakterien sind. Der

Einfluß derselben kann leicht erkannt werden, wenn man die Zahl der Infusorien in den folgenden Tagen in Betracht zieht; man gibt manchmal bakterienhaltigen Infus den Infusorien, und sie bleiben in den nächsten Tagen gering an Zahl, oder werden noch weniger; dieses bedeutet, daß zu viele Bakterien vorhanden sind. Dasselbe Resultat kann auch entstehen, wenn bakterienfreier Infus den Tieren gegeben wird, weil die Bakterien, die mit den Infusorien geblieben sind, sich zu stark entwickeln können, wenn die gelösten Stoffe der Infusionen reichlich sind. Außerdem können andere Gründe leicht die Zweifel beseitigen, ob die Infusorien wirklich die Bakterien fressen oder in der Kultur bleiben und degenerieren. Ich spreche natürlich von den ersten Stadien der Degeneration, da in späteren Stadien ein Zweifel unmöglich ist. Die Seltenheit der Teilungen in einer bakterienreichen Kultur ist aber auch für die ersten Stadien charakteristisch. Außerdem gehen viele oder einige Stylonichien rückwärts, mit einer Bewegung der vorderen Cirren, die leicht zu sehen und zu erkennen ist. Solche Phänomene fehlen bei guten Kulturen vollständig. Daher wollte ich auch von solchen Kulturen Präparate machen, bei denen die Bakterien die Resistenz der Stylonichien zu übersteigen anfangen. Ich habe die Tiere einer und derselben Kultur in zwei nachfolgenden Tagen präpariert; den ersten Tag waren die Stylonichien reichlich noch mehr als am vorigen Tag, in welchen ich Heuinfusion zugegeben hatte, mit dem Zweck eine maximale Kultur anzubahnen. Die oben zitierten Charaktere zeigen aber, daß zu viele Bakterien vorhanden waren. Diese Interpretation war richtig: denn am zweiten Tag waren die Tiere vermindert und auch etwas mehr in ihren pathologischen Verhältnissen fortgeschritten. Die Präparate der zwei Tage scheinen keine wesentlichen Unterschiede zwischen einander aufzuweisen, nur einige Gradunterschiede. Es waren natürlich viele Individuen zu finden, bei welchen mehr als zwei Kerne vorhanden waren (vgl. Maupas 1888 und Enriques 1905). Aber auch abgesehen hiervon, war die Struktur des Macronucleus eigentümlich. Das Chromatin war ganz kompakt (Fig. 5 u. 6), ohne Körnchen zu zeigen; es bildet die Grundsubstanz des Kernes, in welcher große und kleine achromatische Massen liegen. Dieselben sind oft mehr getrennt als bei hungernden Tieren, sie können manchmal mit ihrer Kontur über die Grenzen des Kernes selbst vorragen; es ist klar, daß die Zerteilung des Kernes, infolge der Degeneration, in der Weise entsteht, daß solche Massen einzeln oder in Gruppen von den übrigen sich trennen; eine kleine Menge Chromatin bleibt außerhalb derselben übrig. Eine so intensiv vacuoläre Struktur wie bei Fig. 6 kann

man niemals bei normalen Tieren finden, die hungrig sind. Viele Individuen im Gegenteil könnten ganz gut mit hungernden verwechselt werden.

Diese Ähnlichkeit zwischen Hunger- und Degenerationsstruktur, spricht doch im Sinne, daß die Degeneration der Infusorien nicht eine Wirkung der reichen Nahrung, nicht eine physiologische Degeneration im Sinne R. Hertwig's ist.

Fassen wir die bis jetzt beschriebenen Beobachtungen zusammen, so können wir folgendes sagen:

Das Chromatin im Macronucleus von *Stylonichia pustulata* besitzt in gut ernährten Tieren eine körnelige Struktur; die Körner sind mit dünnen Faden vereinigt; also eine netzartige Struktur. Im Hunger wird es kompakt, und die achromatische Substanz erscheint bei Schnitten als große und kleine Vacuolen; dieselben sind aber miteinander vereinigt. Bei der Degeneration, die die Bakterien bewirken (sog. senile Degeneration), ist das Aussehen des Macronucleus jenem der hungernden Tiere ähnlich; nur sind die Vacuolen größer und das Chromatin nicht sehr entwickelt.

Ein achromatischer Ring, der oft bei Stylonichien beobachtet war, liegt im Macronucleus der gut ernährten Tiere, und steht in direktem Zusammenhang mit dem übrigen Achromatin des Macronucleus.

Austritt von geformten Teilen aus dem Macronucleus ist keineswegs zu beobachten.

IV. *Opercularia coarctata.*

Diese Art kommt leicht zur Conjugationsepidemie, so daß es nicht immer leicht ist, den Einfluß der Conjugation von demjenigen des Hungers zu unterscheiden, besonders weil die Vorbereitung zur Conjugation den Macronucleus mehr modifiziert als die Veränderungen der Nahrungsbedingungen. Trotzdem konnte ich feststellen, durch Beobachtungen von Kulturen, bei welchen die Conjugationen nicht häufig waren, daß ein Unterschied zwischen hungernden und gefütterten Tieren sicher existiert. Bei den ersten ist das Chromatin des Macronucleus kompakt, und Körner sind nicht dabei zu finden (Fig. 7 u. 8). Im Gegensatz wird bei den ernährten Tieren (Fig. 9) das Chromatin körnelig, mit dünnen Fädchen, und es ist schwer, die chromatischen Körnchen von der achromatischen Substanz scharf

zu unterscheiden. Viele Körner sind ja stark verschieden von dem umgebenden Achromatin; wenn man aber die kleinsten beobachtet, bleibt man oft im Zweifel, ob sie dem Chromatin oder dem Achromatin angehören. Die ganz feine Struktur dieser Kerne konnte ich erst gut verstehen, als ich mit direktem Sonnenlichte die Präparate studierte. Solche starke Beleuchtung gestattet mit intensiv blauen Gläsern das Licht zu filtrieren, so daß die feinsten Strukturen schärfer erscheinen (bei der Vergrößerung von ca. 2,500 D.); außerdem ist es aber immer nötig, ein fein geschmirgeltes Glas zwischen dem Spiegel und dem Kondensor einzustellen. Mit solcher Beleuchtung kommt eine Struktur zum Vorschein, die sonst fast nicht sichtbar ist.

Die Strukturveränderungen sind also wesentlich ähnlich denjenigen die wir schon bei Stylonichien beschrieben haben, nur sind hier die Bilder etwas kleiner.

V. Allgemeine Betrachtung.

Zuerst wünsche ich mit einem synthetischen Blick die Bedeutung der einzelnen Tatsachen, die ich beobachtet habe, klar zu machen.

1. Die Ähnlichkeit der Strukturen zwischen *Stylonichia* und *Opercularia*. Beobachten wir Präparate von beiden Arten, die unter zufälligen Bedingungen angestellt worden sind, so finden wir zwischen beiden ganz verschiedene Bilder. Dafür sind am meisten verantwortlich die starken Veränderungen des Macronucleus von *Opercularia* bei der Conjugation, außerdem die verschiedene Weise, mit denen beide Arten zum Cystenzustande kommen. Dagegen konnte ich feststellen, daß bei bestimmten Nahrungsbedingungen der Macronucleus bei beiden Arten genau zu denselben Strukturen kommt, die nur in der Größe der achromatischen Vacuolen und der achromatischen Körner verschieden sind. Das betrachte ich als das wichtigste Ergebnis dieser Untersuchung, und muß auch sagen, daß ich es nicht vorgesehen hatte. Hier liegt zum erstenmal ein experimenteller Beweis vor, daß Macronucleus und Nahrungsbedingungen miteinander in enger Beziehung stehen.

2. Homogeneität des Chromatins im Hungerzustande. Man muß natürlich die Bedeutung solcher Homogenität

diskutieren. Beobachtet man eine Struktur mit schwacher Vergrößerung, so kann der Fall vorliegen, daß man dieselbe als homogen sieht; läßt man aber die Vergrößerung wachsen, dann kommt die Struktur zum Vorschein. Es gilt dieser Fall für die Struktur des Macronucleus im gefütterten Zustande. Zuerst sieht man eine blaue Masse, dann wird dieselbe reduziert, und bei einigen Stellen sieht man achromatische Teile, zwischen denen chromatische Körner und Fäden, ein Netzwerk liegt. Dasselbe wird erst überall erkannt, wenn gute Immersionsobjektive benutzt werden. Wechselt man aber auch die Oculare, und nimmt man immer stärkere, so scheinen immer neue Körnchen als getrennt, die vorher als vereinigt erschienen; aber mit 18 c Ocular sieht man ungefähr dasselbe Bild wie mit 8 c, nur die Körnchen und so weiter, etwas mehr getrennt. Viele Körner besitzen die allgemeine Größe der allerkleinsten Strukturen, nämlich ungefähr 0,2 μ. Bei hungernden Tieren läßt das Zuwachsen der Vergrößerung neue Vacuolen erscheinen, und die schon erschienenen, besser unterscheiden, das Chromatin bildet aber immer ein grobes Netzwerk, und der Diameter seiner verschiedenen Teile beträgt oft einige μ. Das habe ich als „homogenes Chromatin“ bezeichnet. Beobachtet man die einzelnen Stellen des Macronucleus im Fütterungszustande, so findet man oft hier und da Körnchen, die ganz nahe beieinander liegen, manchmal auch größere Körner, die einen unregelmäßiges Kontur besitzen (vgl. Fig. 6, unter anderen). Es ist hier unzweifelhaft, daß einige Körnchen so nahe liegen, daß man sie mit dem Mikroskop nicht als getrennt sehen kann. Wird dies Verhalten allgemein im ganzen Macronucleus, dann erscheint das ganze Chromatin als homogen. Diese Verhältnisse, die zwischen den gefütterten und hungernden Tieren liegen, liefern also den stärksten Beweis, den man überhaupt wünschen kann, daß das strukturlose Chromatin der hungernden Tiere eine unsichtbare Struktur besitzt. Man kann natürlich nicht beweisen, was man nicht sehen kann; daher habe ich gesagt, „den stärksten Beweis, den man wünschen kann“.

3. Die Bedeutung des perinucleären Raumes. Es ist wohlbekannt, daß die Kerne der Infusorien von einem hyalinen achromatischen Raum umschlossen sind; liegt der Micronucleus sehr nahe dem Macronucleus, dann fließen beide Räume zum Teil zusammen. Natürlich müssen die Stoffe, die in den Macronucleus eindringen und vom Macronucleus ausgehen, diesen Raum durchdringen. Nun haben wir gesehen, daß man keine geformten Stoffe in jenem Raum findet. Einige Körnchen können ganz selten da gefunden

werden; die Seltenheit dieses Befundes beweist, daß sie entweder als künstlich transportiert zu betrachten sind, oder mindestens daß sie keineswegs die einzige Art der Verhältnisse zwischen Macronucleus und Plasma darstellen können. Im Gegenteil, die raschen Veränderungen des Macronucleus bei den Veränderungen der Nahrungsbedingungen usw. lassen vermuten, daß die Stoffe in unsichtbarer Form den perinucleären Raum durchdringen (entweder gelöst oder als ultramikroskopische kolloidale Körnchen).

4. Die Ähnlichkeit zwischen Degenerations- und Hungerstrukturen. Dieselbe muß nicht überraschen, da MAUPAS und andere gezeigt haben, daß die degenerierenden Infusorien nicht mehr wachsen; sie nehmen auch keine Nahrung mehr auf. Sie kommen also ohne weiteres in einen Zustand, der natürlich zum Teil dem Hunger ähnlich sein muß. Da aber Nahrungsvacuolen mit Bakterien mindestens in den ersten Stadien der Degeneration vorhanden sind, hat CALKINS geschlossen, daß nicht die Nahrungsaufnahme, sondern die Nahrungsverdauung bei der Degeneration zuerst verhindert wird. Von meiner Seite kann ich schließen, daß die vacuoläre Struktur des Macronucleus in jedem Falle dann erscheint, wenn die Verdauung unterbrochen wird, sei es wegen Nahrungsmangel, sei es bei Gegenwart von Nahrung, wegen toxischer Wirkung der Bakterien.

Es ist auch zu bemerken, daß bei den sezernierenden Zellen die chromatischen Stoffe des Kernes oder des Plasmas körnig werden und sich auflösen. Dieselbe Veränderung beobachten wir im Macronucleus, während die Verdauung stattfindet, und nur in diesem Falle. Wir haben also genügende Gründe, um zu behaupten, daß im Macronucleus die verdauenden Säfte vorbereitet werden, und sie werden gewiß als ganz feinkörnig oder gelöst ins Plasma gehen, da sie nicht als geformte Körper im Plasma wieder zu finden sind. Wir müssen auch hinzufügen, daß man im Plasma keinen Sekretionsprozeß finden kann, und daß die Reaktion der Nahrungsvacuolen gerade dann sauer wird, wie schon bekannt, wenn sie sich ganz nahe dem Macronucleus befinden. Also geht der Secretionsprozeß im Macronucleus viel weiter als in den Kernen der Secretionszellen, und — morphologisch — so weit, wie bei dem Ergastoplasma und ähnlichen cytoplasmatischen Strukturen.

Nun wollen wir die Annahme von RUSSO und von COMES [1]) über

[1]) COMES, S.: Quelques observations sur l'hémophagie du *Balantidium* EHR. en relation avec la fonction digestive du parasite. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 53 1909.



die Funktionen des Macronucleus betrachten. Russo meint, daß der Macronucleus das somatische Plasma darstellt und der Micronucleus das Keimplasma. Im allgemeinen betrachtet man den Macronucleus als nutritorischen Kern. Bei diesen beiden verschiedenen Begriffen existiert aber keine wichtige Verschiedenheit; wir wissen, daß die Anlagen zu den Myofibrillen usw. aus dem Chromatin des Kernes oder aus den Mitochondrien entstehen können; und dasselbe gilt für die Sekretionen. Derselbe Stoff spielt beide Rollen, die nutritorische und die morphogenetische. Sekretion und Bildung von cytologischen Anlagen sind zwei morphologisch ähnliche Vorgänge.

Aber Comes meint, daß im Cytoplasma der Infusorien eine ergastoplasmatische Struktur existiert, außer den Kernen; er erwähnt die färbbaren Körnchen, die von Russo im Cytoplasma von *Criptochilum echini* beobachtet sind; er selbst hat ähnliche Bilder in jenen von *Balantidium entozoon* wiedergefunden. Es sind kleine Körnchen von Vacuolen umschlossen. „Ce genre de granules constitue, c'est évident, le matériel d'assimilation de l'animal. Si l'ergastoplasme est répresenté chez les Infusoires par des formations chromidiales propres, toute homologie entre le macronucleus de ces Protozoaires, d'une côté, et l'ergastoplasme des cellules des animaux supérieurs de l'autre, cesse d'avoir lieu, au moins jusqu'à ce qu'on n'aura pu démontrer que ces formations proviennent de la décomposition du macronucleus" (p. 82).

Viele Unrichtigkeiten sind in diesem Schluß vorhanden. Zuerst stimmt die Struktur dieser Bilder (Körnchen in einer Vacuole) keineswegs mit jener des Ergastoplasmas überein, sondern sie läßt vielmehr die Vermutung entstehen, daß diese Vacuolen ein Rest der Nahrungsvacuolen seien; jedenfalls haben wir keinen Grund, um zu meinen, daß solche Körner denselben Wert wie Chromidien von anderen Protozoen besitzen, besonders da wir nicht eigentlich wissen, wie viele ganz verschiedene Sachen mit dieser Bezeichnung beschrieben worden sind. Außerdem wenn die in Frage stehenden Bilder „le matériel d'assimilation de l'animal" darstellen — auch wenn die Bedeutung dieses Ausdruckes ziemlich unbestimmt ist, — können sie gewiß nicht ein Ergastoplasma darstellen. Endlich wäre der Beweis des Ursprungs solcher Bilder vom Macronucleus nötig, um sie als Ergastoplasma zu bezeichnen, nicht um den Macronucleus als solchen zu vermuten.

Außerdem meint der Verfasser, daß seine Untersuchung ein Desideratum, das ich ausgesprochen hatte, realisiert, nämlich das Studium des Macronucleus unter experimentellen Nahrungsbedingungen;

aber wie so? Er hat keine Strukturuntersuchungen des Macronucleus gemacht, die in seinen Abbildungen als schwarze oder tiefblaue fast homogene Massen dargestellt ist. Seine Untersuchung kann nichts Neues über den Macronucleus bringen, weil er den Macronucleus gelegentlich gesehen, aber nicht studiert hat. Es ist auch unrichtig, daß es nötig sei, um das Ergastoplasma in den Infusorien zu suchen, BENDA's Methode zu benutzen. Wenn etwas im Infusorienkörper vorhanden ist, das eine Ähnlichkeit mit dem Ergastoplasma besitzt, muß es einige Charaktere auch besitzen, die mit denen des Ergastoplasmas zusammenfallen. Nun ist die interessantste Eigentümlichkeit des Ergastoplasmas die, daß es ganz gut mit den Chromatinfarben färbbar ist. Die sog. chromidialen Körnchen, die COMES beschrieben hat, besitzen weder die Struktur, weder die Färbbarkeit, noch den Ursprungsmodus, die dem Ergastoplasma zukommen; wahrscheinlich auch nicht eine enzymbildende Funktion; mindestens kennen wir darüber eigentlich gar nichts. Wenn ein Ergastoplasma in Infusorien vorhanden ist, muß es leicht bei allen Arten sichtbar sein, sie sind Zellen, die viel fressen und viel verdauen; sie müssen viel Enzyme bilden. Ich muß daher immer den Schluß betonen, daß die ergastoplasmatische Funktion, nämlich die der Umwandlung von chromatischem Stoffe in Enzyme, dem Macronucleus zukommt. Aber wie kann COMES sagen, daß ich Unrecht habe, weil ich den Macronucleus mit dem Ergastoplasma vergleiche, wenn er selbst sagt: „Il serait donc simplement absurde de vouloir refuser au macronucleus une action digestive remarquable“? (pag. 84). Und später: „L'existance d'un enzyme macronucléaire“ ... (pag. 87). Diese Worte sind klar: Verfasser meint, daß der Macronucleus ein verdauendes Enzym bildet, daß er nämlich tut, was das Ergastoplasma tut. Wenn er sagen will, daß der Macronucleus noch viel mehr tut, d. h. auch etwas, das im allgemeinen die Kerne der sekretorischen Zellen tun, muß er seine Meinung erklären und genau angeben, um welche Funktionen es sich handelt. Es ist möglich, daß die enzymbildenden Vorgänge im Macronucleus selbst beginnen; bei Metazoen beginnen sie im Kerne mit Veränderungen des Chromatins, von deren Wert wir gar keine Ahnung besitzen, weder von einem physiologischen, noch von einem chemischen Gesichtspunkt aus. Das Chromatin, das vom Kerne ausgeht und das Ergastoplasma bildet, unterscheidet sich nicht wesentlich unseren Untersuchungsmitteln gegenüber von demjenigen, das im Kerne bleibt, so daß wir auch nicht wissen, ob es einer wichtigen Veränderung überhaupt unterworfen ist oder keiner. Später wird es im Ergastoplasma morphologisch gelöst

und chemisch werden seine Stoffe einfacher und vielleicht mehr diffusibel bei der Bildung von Enzymen. Vielleicht findet im Kerne die Assimilation des Chromatins statt und dieses wird nur später im Ergastoplasma verändert. Also können wir nicht leugnen, daß eine gewisse Ahnlichkeit zwischen Macronucleus und Ergastoplasma besteht, der Tatsache wegen, daß das Ergastoplasma mit einem anderen Kern in enger Beziehung steht, und der Macronucleus überhaupt nicht; andererseits wissen wir, daß Macronucleus und Micronucleus zwischen einander in innigeren Beziehungen stehen und wir nicht wissen, welchen Anstoß zur Assimilation des Chromatins eventuell vom Micronucleus dem Macronucleus gegeben werden kann.

VI. Zusammenfassung.

Der Plan unserer Untersuchung war, zu bestimmen, welche Veränderungen im Macronucleus während verschiedener Nahrungsstadien und Bedingungen stattfinden. Wir haben gesehen, daß bei *Opercularia coarctata* und *Stylonichia pustulata*, Infusorien, die so verschiedene Macronucleen zu haben scheinen (wenn sie zufällig gesammelt und studiert werden), eine und dieselbe Hungerstruktur existiert (kompaktes Chromatin in Form eines groben Netzes) und eine und dieselbe Fütterungsstruktur (körneliges Chromatin, die Körnchen durch Fäden vereinigt, Körnchen aber auch wahrscheinlich im Begriff sich zu lösen).

Eigentümlich ist auch die Tatsache, daß bei degenerierenden Stylonichien, welche Nahrungsvacuolen besitzen, aber die Nahrung nicht verdauen, eine Hungerstruktur erscheint; so haben wir die Hungerstruktur mit dem Fehlen der Verdauung in Zusammenhang gebracht.

Diese Tatsachen mit dem Fehlen eines Austrittes geformter Teile aus dem Macronucleus zusammen betrachtet, sprechen stark dafür, daß derselbe als verdauendes Organ wirkt; daß er verdauende Säfte liefert, die bei der Auflösung des Chromatins entstehen, und in unge ormtem Zustande den perinucleären Raum durchdringen, um ins Cytoplasma, wahrscheinlich in die beiliegenden Nahrungsvacuolen zu gehen.

Wir haben also neue Gründe vor uns, um zu meinen, daß **Macronucleus und Ergastoplasma der sezernierenden Zellen eine gewisse Analogie besitzen. Inwieweit diese Analogie gehen kann, was für andere Funktionen vom Macronucleus ausgeübt werden können, wird nur von zukünftigen Versuchen beantwortet.**

Eine neue Untersuchung um andere Sekretionsprozesse im Macronucleus zu studieren, ist im Gange.

VII. Tafelerklärung.

Tafel 24.

Macronucleen von *Stylonichia* und *Opercularia*. (× 3000.)

Fig. 1. *Stylonichia pustulata.* Seit 5 Tagen waren die Tiere nicht mehr ernährt, und gewiß seit 3 Tagen war ihre Zahl in der Kultur nicht mehr gewachsen; also Anfang des Hungerzustandes.

Fig. 2. *Stylonichia pustulata.* Ganz kleines Tier, seit vielen Tagen im Hungerzustande.

Fig. 3. *Stylonichia pustulata.* Die Kultur war schlecht ernährt und die Tiere sehr klein bis zum vorigen Tage; dann wurde stark gefüttert und ihre Zahl und Größe hat stark zugenommen. Das mit vielen Nahrungsvacuolen erfüllte Tier war also reichlich gefüttert (am nächsten Tage befand sich die Kultur noch in ganz guten Bedingungen).

Fig. 4. *Stylonichia pustulata.* Aus einer Kultur mit wenigen Tieren, reichlich mit Opercularia gefüttert.

Fig. 5. *Stylonichia pustulata.* Eine gute Kultur war zwei Tage vorher stark mit Heuinfus gefüttert. Einen Tag vorher waren viele Tiere da, sicher mehr als 2 Tage zuvor. Nur spärliche befanden sich am Anfang der Degeneration, wie es an ihren Bewegungen erkennbar ist. Am Tage der Präparation noch viele Tiere, sie sind aber viel kleiner geworden, auffallend kleiner, und mit starken Degenerationsbewegungen. Morphologisch besitzen einige Individuen viele Kerne. Von einem von diesen ist die Figur genommen. Alle besitzen übrigens dieselbe Macronucleusstruktur.

Fig. 6. Aus demselben Präparat wie die vorige Figur; Macronucleus eines stärker degenerierten Individuums.

Fig. 7. *Opercularia coarctata.* Kultur seit einigen Tagen nicht ernährt, die Tiere sicher im Hungerzustande. Der Macronucleus ist nur scheinbar in zwei Stücke getrennt. Bei hungernden Tieren besitzt jener immer eine komplizierte Form, so daß derselbe beim Schneiden fast niemals als einziger erscheint.

Fig. 8. Aus demselben Präparat, ein Macronucleus mit größeren Vacuolen (selten größer als bei dieser Figur).

Fig. 9. *Opercularia coarctata.* Die Kultur war jeden Tag reichlich mit bakterienhaltigem Infus ernährt und die Tiere zum größten Teil jedesmal weggenommen. Auch in den nächsten Tagen waren die Tiere ganz normal und viele mit vielen Vacuolen erfüllt. Die runden Körper der Figur sind Nahrungsvacuolen.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin; Protozoenabteilung.)

Die Kern- und Centriolteilung bei Amöben,

eine Entgegnung an Gläser und zugleich vorläufige Mitteilung über neue Befunde bei Amöbenformen aus dem Schweinedarm.

Von

Dr. **Kurt Nägler.**

Gegenüber den Ausführungen von Gläser (1912) in seinen Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben möchte ich an dieser Stelle nur betreffs einiger Punkte der Amöbenforschung kurz das Wort ergreifen und speziell auf die von mir (1909—1912) untersuchten Amöben zurückkommen. Es handelt sich darum, unbegründete Angriffe Gläser's zurückzuweisen, einige strittige Punkte näher zu beleuchten und falsche und unrichtige Angaben Gläser's richtig zu stellen. Des weiteren wird Herr Prof. Hartmann sich mit den Ausführungen Gläser's kritisch auseinandersetzen, so daß ich nur auf die betreffenden Ausführungen verweise. —

Ehe ich dazu übergehe, in rein sachlicher Weise die einzelnen Punkte zu erörtern, möchte ich, ohne auf den Ton Gläser's näher einzugehen, nur Protest erheben gegen die Art und Weise, wie Gläser den Wert der Arbeiten und Beobachtungen anderer Autoren herunterzudrücken sucht, indem er einerseits ihm theoretisch nicht passende Beobachtungen an den am eingehendsten untersuchten Formen gar nicht oder ganz ungenügend erwähnt, andererseits lückenhafte Beobachtungen an anderen Formen, für die die gegebene

(oft sehr zurückaltende) Deutung nur durch den Vergleich mit den ersteren begründet und verstanden werden kann, abgesondert scharf hervorhebt und kritisiert.

Zunächst ist es bei den Protozoologen anerkannt, daß, um eine Feinheit der Strukturen genügend herauszuholen, eine längere Dauer der Färbung, also auch über 48 Stunden hinaus, nach HEIDENHAIN, oft nötig ist mit dementsprechender Differenzierung unter ständiger Kontrolle. Bei GLÄSER bleibt „nach so langer Färbung das Hämatoxylin oft sitzen". —

Ich habe an einer Stelle p. 20 gesagt: „In Fig. 48 haben wir ein Stadium vor uns, das wie Fig. 28 bei der *A. froschi* wahrscheinlich überfärbt ist". Daran knüpft GLÄSER folgende Bemerkung: „Wenn der Verf. über so reichhaltiges Material verfügte, wie er selbst sagt, warum hat er sich dann nicht die Mühe gemacht, ein besser differenziertes Stadium zu suchen?" Weil er es nicht nötig hatte, da einmal das, was ich zeigen wollte, nämlich die Centriolteilung, auf anderen Stadien deutlich zu sehen ist und in den angeführten Abbildungen eben gerade auf die Möglichkeit einer Überfärbung hingewiesen werden soll. —

In dem Abschnitt über die Abkugelung während der Teilung vermutet GLÄSER, „daß die Abkugelung nicht nur typisch, sondern notwendig für die Amöbenteilung ist". Sie soll das sicherste Kriterium für die Teilung sein! Das mag für seine Formen, aber auch nur teilweise, zutreffen, ist jedoch in dieser Form nicht zu verallgemeinern. Denn einmal tritt Abkugelung auch vor der Encystierung auf, so daß man niemals mit Bestimmtheit sagen kann, ob die Amöbe die Neigung hat, sich zu teilen oder zu encystieren. Ferner habe ich Teilungen sowohl im Leben wie auf schnell und plötzlich fixierten Präparaten auch während lebhafter Bewegung gesehen.

Was ich über die Einwirkung des künstlichen Lichtes auf den Ablauf der Kernteilung gesagt habe (1909, p. 9), halte ich in vollem Umfange aufrecht. Wenn es sich bei den von GLÄSER untersuchten Amöben anders verhält, so beweist das gegen die beobachtete positive Tatsache gar nichts. Ich möchte wissen, um was es sich denn sonst dabei gehandelt hat als um einen Teilungsakt oder um Teilungsvorgänge am Kern! Hierüber schweigt sich GLÄSER aus.

GLÄSER wendet sich auch gegen die „fakultativ parasitischen Micrococcen in Amöben". Hier hat er offenbar meine Darstellung ganz mißverstanden, wenn er sagt: „es ist auffallend, daß die Amöbe immer infiziert war". Wo steht das in meiner Arbeit? Und was zeigen die Abbildungen 1 und 11? Daß die Amöben nicht immer

infiziert sind und daß ich natürlich in den anderen Abbildungen eben immer die Infektionsstadien abgebildet habe, weil ich darüber berichten wollte. Daß es ähnliche cytologische Bilder gibt, die von nicht parasitären Einschlüssen herrühren, ist längst vor Gläser in unserem Laboratorium konstatiert worden. Andererseits hat Berliner das Ausschwärmen kleiner Amöbo-Flagellaten aus den Amöben in vivo beobachten können, wonach es sich also auch hier um Parasiten handelt.

Die intravitale Färbbarkeit mit Neutralrot fällt natürlich, wie ich mich neuerdings wieder bei Einschlüssen der Amöben überzeugt habe, um so intensiver aus, je fortgeschrittener der Verdauungsprozeß bei irgendwelchen Einschlüssen ist. Ja, sogar noch bei einer Verdünnung von 1:50000 tritt sofort Rotfärbung der in Verdauungsvacuolen liegenden Einschlüsse bakterieller Natur auf. Wie ich genügend betont habe, handelt es sich bei den Micrococcen in Amöben (1910) um fakultative Parasiten, die eben auch selbst der Vernichtung anheimfallen können, wie es die intravitale Färbung mit Neutralrot anzeigt. Andererseits sprechen meine Teilungsstadien und die erzielten Kulturen und Übertragungsversuche unbedingt dafür, daß wir es in dem beschriebenen Falle auch mit parasitischen Micrococcen zu tun haben. Die Einschlüsse in den Cysten können verschiedener Natur sein, wie ich selbst bereits früher angegeben habe. Eine richtige Diagnose ist im Einzelfalle schwer zu stellen, nur an vielen aufeinander folgenden Stadien kann man entscheiden, ob es sich um Nahrungskörper oder um echte Parasiten handelt. Letzteres scheint bei den Untersuchungen Gläser's nicht der Fall gewesen zu sein.

Als ein Beispiel dafür, wie er nun seine eigenen Befunde verallgemeinern will, trotzdem ihm gar keine Parasiten vorgelegen haben, und wie wenig logisch er dabei verfährt, führe ich folgendes an. Er sagt: „Auch die Cysten der *Amoeba albida* waren nach Nägler „infiziert“ mit Zellparasiten, die oft (sic!) die ganze Cyste füllten — und doch machte die Amöbe ungestört ihre geschlechtliche Entwicklung durch und ließ sich beim Überimpfen auf neue Agarplatten fortpflanzen.“

Da die Cysten also nicht immer infiziert waren, so ist es ohne weiteres klar, daß generative Prozesse und Überimpfung sich an solchen Individuen abgespielt haben. Vielleicht dürfte Gläser auch die Beobachtung gemacht haben, daß vor generativen Prozessen meist eine Reinigung des Plasmas vor sich geht.

In dem allgemeinen Teil über die Typen der Kernteilung bei Amöben vergißt Gläser gänzlich mitzuteilen, daß als sicheres Kenn-

zeichen der *Limax*-Arten bereits von mir (1909) der Verlauf der Kernteilung angegeben worden ist und daß so die Wichtigkeit dieser Tatsache bereits feststand. Mit den beiden schematisch angeordneten Typen der Kernteilung bin ich gleichfalls nicht einverstanden und behalte mir darüber weitere Veröffentlichungen vor.

Nun zur Centriolfrage! Gläser teilt hier u. a. folgendes mit:

„Dieser Fall“ — es handelt sich um meine Abbildung 67 bei *Amoeba horticola* — „und die von Nägler bei *Amoeba vespertilio* entdeckten“ — vielmehr als solche gedeuteten — „Centriolen scheinen mir typisch zu sein für die Leichtigkeit, mit der — nicht allein von Nägler! — überall Centriolen gefunden werden.“ Und ferner: „Aus der ganzen Arbeit Nägler's geht hervor, daß er über viel zu geringes Material verfügte, wenn er auch das Gegenteil behauptet.“

Ohne über diese leichtfertige Beschuldigung ein Wort zu verlieren, möchte ich bemerken, daß mir Hunderte von Agarplatten mit vielen Tausenden Amöben zur Verfügung standen, so daß ich bei einigen Arten mit derselben Lückenlosigkeit wie Gläser die Kernteilungsstadien abbilden konnte.

Ja, solange uns die cytologischen Befunde mit Leichtigkeit ein Centriol erkennen lassen, solange wird es wohl immer wieder trotz Gläser auch mit Leichtigkeit gefunden werden. In anderen, zweifelhaften Fällen, das gebe ich zu, wird man in Zukunft mit der Deutung vorsichtig sein müssen, um nicht im Interesse der Forschung von allzu skeptischen Leuten die einmal und sicher gewonnenen Resultate gänzlich in Frage stellen zu lassen.

Ich behaupte nunmehr nach wie vor, daß bei den von mir untersuchten Formen bei der Kernteilung ein Gebilde auftritt, das wir als „Centriol“ bezeichnen. Ich behaupte nicht, daß es bei allen Amöben a priori vorkommt, ehe uns nicht einwandfreie Forscher sein Vorkommen bewiesen haben, wobei stets zu berücksichtigen ist, daß negative Angaben in keinem Falle die Beweiskraft eines einzigen positiven Falles besitzen. Lassen sich tatsächlich bei einigen Amöben trotz eifriger und eingehendster Untersuchung keine Centriolen nachweisen, so werden wir ganz selbstverständlich auch keine „hinein konstruieren“, wie Gläser bemerkt. Vielmehr werden wir uns dann bemühen, ihr Fehlen verständlich zu finden und das Postulat des „allgemeinen Vorkommens von Centralorganen im Caryosom aller Protozoen“ nach Hartmann u. Chagas (1910) hiermit in Einklang zu bringen. Einige Arbeiten aus unserem Institut haben schon vor Gläser derartige Fälle bekannt gemacht (Schüssler 1911, Whitmore 1911).

Mercier fand bei der Kernteilung der vegetativen *Entamoeba blattae* kein Centriol, dagegen sehr deutlich bei den generativen Kernteilungen, und Raabe weist neuerdings (1911) wieder einmal darauf hin, daß z. B. bei *Amoebosporidium* das Centriol nicht immer, sondern nur zu Beginn der Teilung, zu sehen ist. Und so wird es sich wohl auch mit den vielfachen negativen Angaben aus früherer Zeit, auf die sich Gläser mit Vorliebe beruft, sein.

Gläser schreibt weiterhin: „Nun ist sicher in vielen Fällen bei der Kleinheit der Objekte die Entscheidung, ob ein Centriol vorliegt oder nicht, Sache der persönlichen Auffassung.“ Zugegeben, „wenn man in Zukunft mit den Centriolen etwas vorsichtiger verfährt.“

„Nach den Abbildungen, die Nägler gibt, scheinen bei einigen der von ihm untersuchten Amöben Centriole vorzukommen; immerhin wäre eine Nachprüfung wünschenswert.“

Ich weise nochmals auf meine diesbezüglichen Abbildungen hin, die hier wohl nichts „an Klarheit zu wünschen übrig lassen“, z. B. bei *Amoeba froschi, lacertae, hartmanni.* Die wünschenswerte Nachprüfung wird durch Photogramme in der Entgegnung des Herrn Prof. Hartmann geliefert werden und ist ja auch schon von anderen Autoren erfolgt.

Nun über das Kriterium eines Teilungsstadiums!

Ich gebe zu, daß bei der *Amoeba horticola* und *albida* von den Fig. 66 zu 67 und von 80 zu 81 ein Übergang von mir nicht abgebildet worden ist, aus dem einfachen Grunde, weil mir die betreffenden Stadien fehlten und weil es mir nur darauf ankam, in der betreffenden Arbeit in großen Zügen bei mehreren Amöbenarten den Verlauf der Kernteilung festzustellen, nachdem ich bei einigen Formen (*A. froschi, lacertae, spinifera*) die betreffenden Stadien in einer lückenlosen Serie verfolgt hatte. Gläser selbst ist bei seiner *Amoeba platypodia* nicht imstande, eine lückenlose Serie zu geben.

Wenn nun Gläser behauptet, die Fig. 73—80 bei *A. albida* wären keine Teilungsstadien, so muß ich dem entschieden widersprechen. Allerdings besteht von der Fig. 80 zu Fig. 81 kein unmittelbarer Zusammenhang, den ich vielleicht bei einer Nachuntersuchung noch feststellen werde. Ferner wird es sicher manchmal schwierig sein, eine genaue Reihenfolge der betreffenden Stadien festzustellen; so könnte z. B. Fig. 75 als ein Endstadium aufgefaßt werden, da die Kernmembran seitlich bereits eingeschnürt ist. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß beim Ablauf des Kernteilungsvorganges verschiedene Einzelheiten variieren und ineinander über-

gehen können, wie das aus meinen neuen Untersuchungen über *Limax*-Amöben aus dem Schweinedarm und denen WHITMORE's hervorgeht.

Daß auch GLÄSER nicht immer sämtliche Übergangsstadien gefunden hat, beweist uns deutlich seine Fig. 82 u. 83 auf Tafel 8. Wie er sich die Entstehung der Mitosefigur mit einer von ihm selbst deutlich abgebildeten Centralspindel aus dem Haufen Chromatinkörner in Fig. 82 denkt, darüber versagt jeder Erklärungsversuch.

Daß GLÄSER die Arbeiten vor meiner ausführlichen Arbeit, in der zum ersten Male das Vorhandensein eines Centriols bewiesen worden ist, als Zeugnis einer Nichtkonstatierung gegen mich anführt, beruht auf offenbarem Mangel an historischem Verständnis, da ganz selbstverständlich zu dieser Zeit keiner der Untersucher genauer auf Centriole geachtet hat.

Um nicht noch weiter Satz für Satz GLÄSER's widerlegen zu müssen, was ja nach obigem nicht schwer ist, möchte ich nun gewissermaßen als vorläufige Mitteilung auf meine Befunde über die Kernteilung bei einer neuen *Limax*-Amöbe kurz zu sprechen kommen.[1]) Bei dieser Form ist es mir gelungen, sämtliche Einzelheiten des Verlaufes der Kernteilung an ca. 40 Figuren nochmals einwandfrei festzustellen. Und dabei hat sich herausgestellt, daß die Kernteilung vielleicht nach zwei Modifikationen verläuft, wobei es den Anschein hat, als ob das Centriol nicht immer sichtbar zu werden braucht.

Da ich bei einer weiteren, allerdings sehr kleinen freilebenden Amöbe kein Centriol gefunden habe, so ging ich mit einiger Skepsis ans Werk bei der Annahme einer Centriolteilung. Und gerade bei der feinsten Analyse, die uns mit unseren cytologischen Methoden möglich ist, komme ich unbedingt zu der Konstatierung des Vorkommens von Centriolen bei der Kernteilung der Amöben und muß die negativen Angaben GLÄSER's als nichts beweisend zurückweisen. Wieder habe ich Hunderte und Tausende von Amöbenindividuen untersucht und gebe in der demnächst erscheinenden Arbeit hierüber eingehend Aufschluß.

Es besteht kein Zweifel, daß in erster Linie das Auffinden der Centrodesmose mit von unserer Technik abhängt. Ist das Präparat zu stark gefärbt, so ist keine Centrodesmose zu sehen; ist es zu stark differenziert, so verschwimmt der feine Faden vollkommen und ist auf dem blassen Hintergrunde nicht mehr zu sehen. Ich lege absichtlich auf das ruhende Centriol kein Gewicht, erst die

[1]) Über die aus neuester Zeit sich ergebenden Nomenklaturfragen über neue Gattungsbezeichnungen usw. nach CHATTON und LALUNG-BONNAIRE und ALEXEIEFF siehe in der ausführlichen Arbeit.

Centrodesmose ist für unsere Schule immer ausschlaggebend gewesen. Und diese mehrfach wiederum aufgefunden zu haben, ist Beweis genug, daß bei der Kernteilung der Amöben ein Centralorgan im Caryosom wirksam ist. Von subjektiver Überzeugung kann gar keine Rede sein, vielmehr kann sich jeder geübte Mikroskopiker bei Betrachtung unserer Präparate leicht davon überzeugen.

Es erübrigt sich für mich noch, auf die Abkugelung der Amöben bei der Kernteilung einzugehen.

Eine besonders auffällige Abrundung irgendwelcher Teilungsstadien habe ich bei meinen Formen nicht bemerkt. Ferner habe ich wiederholt, wie ich bereits eingangs erwähnt habe, in vivo und auf Präparaten beobachtet, daß Amöben mit deutlicher Kernteilung auch im lebhaften Bewegungszustande vorkommen können. Ja, bei der neuen Form aus dem Schweinedarm, die meist schnell mit einem langgestreckten Pseudopodium sich vorwärts bewegt, liegt oft der Kern im Teilungszustande vor der Mitte des in lebhafter Bewegung begriffenen Individuums. So einfach, wie sich Gläser denkt, liegen die Verhältnisse keineswegs und es wird noch vieler experimenteller Versuchsreihen bedürfen, ehe wir ein genaues Bild der Mechanik der Kern- und Zellteilung gewinnen. Daß eine Flüssigkeitsaufnahme im Kern zu Beginn der Kernteilung stattfindet, läßt sich besonders deutlich an meiner neuen Form nachweisen, wo das Caryosom dann oft die ganze Kernsaftzone ziemlich ausfüllt und auch der ganze Kern sich vergrößert hat. Daß hier chemische Umsetzungen stattfinden, die gerade durch Bildung eines Diffusionszentrums ein Teilungsorganoid, das Centriol oder Centrodesmosen, auslösen, liegt nahe. Welcher Art diese sind, ist noch unbekannt. Über die theoretischen Vorstellungen, die ich mir über alle diese Vorgänge gebildet habe, habe ich bereits (1911) an anderer Stelle berichtet. Die Centralspindel wirkt bei der Kernteilung durchaus nicht in untergeordnetem Maße mit, wie Gläser meint, sondern sie übernimmt von Beginn der Kernteilung an die führende Rolle, und zwar kann dies (aber muß nicht) in stemmender Weise geschehen. —

Im Nachtrag sieht Gläser in meiner Fig. 10 (1911 a) entschieden mehr, als die Zeichnung enthält, nämlich nicht drei, sondern doch nur eine Centrodesmose.

Weiterhin schreibt er: „Die Bemerkung zu Fig. 29 „Reduktionsvorgänge glaube ich hierbei ausschließen zu müssen“ hätte sich Nägler sparen können; es besteht wohl keine Gefahr, daß jemand auf solch abenteuerliche Gedanken kommt.“

Ich will über den etwas ungewöhnlichen Ton weiter kein Wort

verlieren, und nur darauf hinweisen, daß eine derartige Deutung doch nicht so ganz abenteuerlich ist. Denn gerade im Hinblick auf die Reduktionsvorgänge bei der Autogamie der *Amoeba albida* hätte Gläser bekannt sein können, daß Abschnürungen von Chromatinbrocken oder heteropole Caryosomteilungen als Erklärungsmöglichkeit hier in Betracht gezogen werden und daß zum mindesten meine Bemerkung in ihrem ablehnenden Sinne, da es sich dabei um rein vegetative Formen handelt, durchaus berechtigt war.

Wenn ich also am Schlusse dieser kurzen Entgegnung das Resultat zusammenfasse, so möchte ich es dahin formulieren, daß an den von mir gefundenen Resultaten sich nichts ändert und daß weiter Gläser immerhin einiges Neue und Beachtenswerte zu unserer Kenntnis der Amöbenkernteilung beigetragen hat. Die Centriolfrage wird trotz Gläser einer richtigen Lösung entgegengehen und seine negativen Angaben vermögen an positiven Resultaten nichts zu ändern.

Literaturverzeichnis.

Chatton, E. (1910a): Protozoaires parasites des branchies des Labres: Amoeba mucicola Chatton, Trichodina labrorum n. sp. Appendice: Parasite des Trichodines. Arch. zool. exper. Bd. 5.

— (1910b): Essai sur la structure du noyan et la mitose chez les Amoebiens. Faits et théories. Arch. zool. exper. Bd. 5.

Gläser, H. (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogemie des Centrosoms. Arch. f. Protistenk. Bd. 25.

Hartmann, M. (1912): Untersuchungen über parasitische Amöben. II. Entamoeba tetragena Viereck. Arch. f. Protistenk. Bd. 24.

Hartmann u. Chagas (1911): Über die Kernteilung an Amoeba hyalina Dang. Mem. Inst. Osw. Cruz., Rio de Janeiro T. 2.

Nägler, R. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

— (1910): Fakultativ parasitische Micrococcen in Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 19.

— (1911a): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. Amoeba hartmanni n. sp. Anhang: Zur Centriolfrage. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

— (1911b): Der gegenwärtige Stand unserer Erkenntnis von der Zelle als Grundelement des Lebenden. Energide und Energie. Ann. f. Naturphilos. Bd. 11.

Raabe, H. (1911): Amoebospdridium parasiticum Cienk. I. Partie. C. R. Soc. Sci. Versovie, IV. Ann., fasc. 6.

Schüssler, H. (1911): Chlamydophrys schaudinni n. sp. (Vorläufige Mitteilung.) Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Whitmore, E. R. (1911): Studien über Kulturamöben aus Manila. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.

Bibliographia protozoologica.

Protozoen-Literatur

1910 III. Teil*), 1911 II. Teil*) und 1912 I. Teil.

Zusammengestellt vom Concilium Bibliographicum in Zürich.**)

Allgemeines.

Acloque, A. (1910): Les points de contact entre la plante et l'animal. Cosmos Paris N. S. T. 62 p. 486—488, 3 figg.

Alexeieff, A. (1911): Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de protozoaires. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 614—617, 8 figg.

Apstein (1911): Parasiten von Calanus finmarchicus. Kurze Mitteilung. (Arb. Lab. intern. Meeresforsch. Kiel Nr. 19). Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F. Bd. 13 p. 205—222, 2 Kart., 22 figg.

Арнольдъ, И. Arnold, I. (1904): Планктонъ озера Пестово Новгородской губ. въ 1902—1903 г. Изъ Никольск. Рыбоводн. Завода. — Aus der Fischzucht-anstalt Nikolsk No. 9 p. 13—37, 7 Taf. — Das Plankton des Pestowo-Sees 1902—1903 p. 37—40.

Awerinzew, S. (1912): Beiträge zur Kenntnis der Protozoen. II. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 1—7, 1 figg. [Chromatinstruktur, Isolation der Exkrete Heliotropismus bei Volvox aureus, Bau der Hülle bei Synura uvella.]

*) 1909 III. Teil, 1910 II. Teil u. 1911 I. Teil cf. diese Zeitschrift Bd. 23 p. 154—192.

**) Diese Bibliographie beruht auf Einsichtnahme der einzelnen Publikationen und es finden somit nur diejenigen Arbeiten Aufnahme, die ans Concilium gelangen. Wir richten deshalb an alle auf dem Gebiete der Protozoenforschung arbeitenden Forscher die Bitte, unser Bestreben, die gesamte Protozoenliteratur, speziell auch die einschlägigen medizinischen Arbeiten, möglichst vollständig zusammenzustellen, durch Zusendung der betreffenden, Arbeiten an die Adresse: Concilium Bibliographicum, Zürich, Hofstr. 49, unterstützen zu wollen. Autoreferate (nur wenige Zeilen in Telegraphenstil) werden gerne aufgenommen. Die Mitwirkung der Verleger ist auch sehr erwünscht. Da das Material auch für die Bibliographia Zoologica und den Zettelkatalog bearbeitet wird, gelangen die Hinweise zur Kenntnis der Zoologen der ganzen Welt.



Bachmann, Hans (1911): Das Phytoplankton des Süßwassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstättersees. Jena, Gustav Fischer, 8°, 213 pp., 15 Taf., 29 figg. Mk. 5.

Bokorny, Th. (1911): Verhalten von Infusorien und anderen niederen Organismen sowie Pflanzen gegen stark verdünnte wässerige Auflösungen von Basen. Arch. Zellforsch. Bd. 7 p. 1—26.

Brown, James Meikle (1911): A contribution to our Knowledge of the Fresh-water Rhizopoda and Heliozoa of Scotland. Ann. Scott. nat. Hist. 1911 p. 226—232.

Brown, W. Carnegie (1912): Protozoan dysentery at Home and Abroad. Polyclinic Vol. 16 p. 1—7.

Brown, W. C. (1910): Amoebic or Tropical Dysentery, its Complications and Treatment. London: John Bale, Sons and Danielson, Ltd. 8°, 271 pp., 30 figg. 7*s* 6*d*. [Distribution, Classification and relations of Protozoa to intestinal diseases. Entamoebae of man.]

Chatton, Édouard (1911): Sur divers parasites de Copepodes pélagiques observés par M. Apstein. C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 474—476.

Cleland, J. Burton, and T. Harvey Johnston (1910): The Haematozoa of Australian Batrachians. No. 1. Journ. Proc. R. Soc. N. S. Wales Vol. 44 p. 252—260, 22 figg. [Haemogregarina hylae n. sp.]

Cleland, J. B.: cf. infra Johnston, T. Harvey.

Cockerell, T. D. A. (1911): The Fauna of Boulder County, Colorado. (Public. Colorado biol. Surv. No. 1) Univ. Colorado Studies Vol. 8 p. 227—256, 5 figg.

Comandon (1911): Kinematographie von Kleinlebewesen im Blute. Jahresber. Ges. Nat.-Heilkde. Dresden 1910/11 p. 120—130.

Crawley, Howard (1912): The Protozoan Parasites of Domesticated Animals. 27th ann. Rep. Bur. amin. Industry U. S. Dept. Agric. p. 465—498, 6 pls., 12 figg. — U. S. Dept. Agric. Bur. Anim. Industry Circ. No. 194 p. 465—498, 6 pls., 12 figg.

Дерюгинъ, К. М. и. др. Зоологи. Derjugin, K. M. et alii (1906): Мурманская біологическая станція (1899—1905). Фауна Екатерининской гавани и окрестныхъ участковъ моря. Труды Спб. Общ. Естеств. Отд. Зоол. и Физіол. — Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg Sect. Zool. et Physiol. T. 37 Livr. 4 p. 126—157, 2 Carte. [Murmansche biologische Station (1899—1905). Die Fauna aus dem Katharinschen Hafen und den umgebenden Teilen des Meeres.]

Dobell, C. Clifford (1911): The Principles of Protistology. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 269—310. [The individual. Protista and cell theory. „Higher“ and „lower organisms“. Evolution.]

Dunkerly, J. S. (1912): On the occurrence of Thelohania and Prowazekia in Anthomyid flies. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 136—140, 1 Taf. [Th. ovata n. sp.]

Effenberger, W. (1911): Naturwissenschaftlicher Wegweiser. Ser. A. Bd. 22. Naturgeschichte der kleinsten Tiere. Stuttgart, Strecker & Schröder, 8°, 113 pp., 6 Taf., 55 figg. M. 1,40.

Elmassian, M. (1911): Maladies à protozoaires et lésions des capsules surrénales. Ann. Inst. Pasteur T. 25 p. 830—842, 6 figg.

Enriques, Paolo (1909): Rassegna di Biologia. La sexualité chez les Protozoaires. Scientia Bologna Vol. 6 p. 207—214.

Erhard, H. (1911): Die Henneguy-Lenhossék'sche Theorie. Ergebn. Anat. Entw.-Gesch. Bd. 19 p. 893—929, 16 figg.

Fauré-Fremiet, E. (1910): Appareil nucléaire, chromidies, mitochondries. Arch. Protistenkde. Bd. 21 p. 186—208, 23 figg.

— (1910): Le Plancton de la baie de la Hougue. Bull. Soc. zool. France T. 35 p. 225—226.

— (1911): Un nouvel élément de la cellule: la mitochondrie. Biologica Paris Ann. 1 p. 330—333, 9 figg.

Fine, Morris S. (1912): Chemical properties of hay infusions with special reference to the titratable acidity and its relation to the protozoan sequence. Journ. exper. Zool. Vol. 12 p. 265—281, 5 figg.

Flu, P. C. (1911): Studien über die im Darm der Stubenfliege, Musca domestica, vorkommenden protozoären Gebilde. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 57 p. 522—535, 2 Taf. [Octosporea muscae domesticae n. sp.]

Gonder, R. (1911): Die Erreger einiger wichtiger Tierseuchen in Afrika. 42. Ber. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt a. M. p. 127—129.

Goodey, T. (1911): A Contribution to our Knowledge of the Protozoa of the Soil. Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 165—180, 1 pl. [30 spp. found. Thermotaxis, galvanotaxis, encystation, in which state alone Ciliates abound.]

Guyer, Oskar (1911): Beiträge zur Biologie des Greifensees unter besonderer Berücksichtigung der Saisonvariation von Ceratium hirundinella. Arch. Hydrobiol. Planktonkde. Bd. 6 p. 231—270, 363—414, 6 Taf., 28 figg.

Hartmann, M. (1911): Die moderne Protozoenforschung in ihrer Bedeutung für die Medizin und allgemeine Biologie. 42. Ber. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt a. M. p. 123—125.

Hensen, V. (1911): Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner. Übersicht und Resultate der quantitativen Untersuchungen. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 50, 402 pp., 1 Taf., 67 figg.

Hickson, Sydney J. (1910): The origin of sex. Trans. Manchester micr. Soc. 1909 p. 34—45. [Differentiation of sexual cells among protozoa.]

Johnston, T. Harvey (1911): The Entozoa of Monotremata and Australian Marsupialia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales Vol. 36 p. 47—57, 1 pl.

Johnston, T. Harvey, and J. Burton Cleland (1911): The Haematozoa of Australian Fish, No. I. Journ. Proc. R. Soc. N. S. Wales Vol. 44 p. 406—415, 7 figg. [2 nn. spp. in Trypanosoma.]

Johnston, T. H. cf. supra Cleland, J. B.

Jordan, Herm. (1911): Über die secretive absorptive Funktion der Darmzellen bei Wirbellosen, insbesondere bei Insekten. Verh. deutsch. zool. Ges. Vers. 20/21 p. 272—278. [Phylogenetische Ableitung der extracellulären Verdauung und der Absorption. Bei Insekten kann die nämliche Zelle alternierend und zwar unter Habitusänderung Fermente absondern und das Verdaute absorbieren.]

Kahl, August (1911): Die Einheit des Formentriebs in der Natur und beim Menschen. Kosmos Stuttgart Jahrg. 8 p. 128—131, 8 figg.

Lauterborn, R. (1910): Bericht über die Ergebnisse der 8. biologischen Untersuchung des Oberrheins auf der Strecke Basel-Mainz (vom 4. bis 16. Juli 1908). Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 37 p. 239—259.

нко, А. К. Linko, A. K. (1906): Мурманская біологическая станція (1899—1905). Планктонъ Екатерининской гавани и ея ближайшихъ окре-

стностей. Труды Спб. Общ. Естеств. Отд. Зоол. и Физіол. — Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg Sect. Zool. et Physiol. T. 37 Livr. 4 p. 157–167. [Murmansche biologische Station (1899—1905). Das Plankton des Katharinschen Hafens und der nächsten Umgebung.]

Mackinnon, Doris L. (1911): On some more Protozoan Parasites from Trichoptera. Parasitology Vol. 4 p. 28—38, 1 pl., 8 figg. [Embadomonas agilis n. g., n. sp.]

Madrid Moreno, J. (1911): Datos para el estudio del plankton del rio Lozoya. Bol. Soc. españ. Hist. nat. T. 11 p. 173—176.

Martini (1911): Mikrobiologische Erfahrungen bei den epidemischen Darmerkrankungen des Schutzgebietes Kiautschou und der Provinz Schantung in den Jahren 1907 bis 1911. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 69 p. 376–396.

Meunier, Alph. (1910): Microplankton des mers de Barents et de Kara. Duc d'Orléans Campagne arctique, 355 pp. 36 pls, 2 cart. [71 nn. spp. in: Peridinium 15, Glenodinium, Diplopsalis, Nephrodinium n. g. 2, Protoceratium, Amylax n. g. 3, Oxytoxum, Dinophysis 4, Spirodinium 3, Dinobryon, Corbicula n. g., Tintinnopsis 16, Conocylis n. g. 2. Strombidium, Difflugia 2, Euplotes 2, Dinidium, Cychotrichium n. g., Proboscidium n. g., Prorodon, Cephalotrichium n. g., Zonotrichium n. g., Condylostoma, Clima, costomum, Lacrymaria, Stapparsia n. g., Gymnozoum n. g., Podophrya, Acineta, Botryopyle, Sticholonche. Diplipsalopsis n. g. pro Peridinium orbiculare.]

Mielck, W. (1911): Quantitative Untersuchungen an dem Plankton der deutschen Nordsee-Terminfahrten im Februar und Mai 1906. (Arb. Lab. intern. Meeresforsch. Kiel Nr. 21). Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F. Bd. 13 p. 313—357.

Мордвилко, А. Mordwilko, A. (1908): Къ вопросу о происхожденіи явленія промежуточныхъ хозяевъ у животныхъ паразитовъ. Извѣстія Акад. Наукъ Спб. T. 2 p. 359—362. — Contributions à la question de l'origine du phénomène des hôtes intermédiaires chez les parasites animaux. Bull. Acad. Sc. St.-Pétersbourg (6) T. 2 p. 359—362.

Nägler, Kurt (1911): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. II. Parasitische Chytridiaceen in Euglena sanguinea. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 262—268, 1 Taf.

Padovani, Corrado (1911): Il Plancton del Fiume Po, contributo allo studio del plancton fluviale. Zool. Anz. Bd. 37 p. 99—104.

Poche, Franz (1911): Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs. Arch. Nat. Jahrg. 77 Bd. 1 Suppl. Heft 1 p. 63—136. [Protozoodea, Salinellodea, Sphaeriparodea nn. subregn. Salinellaria, Amoebophryaria, Sphaeripararia nn. phyl. Monomastigoidea. Amoebophryoidea, Sphaeriparoidea nn. class. Sphaeripara n. g. Haplozooidea n. nom. pro Catenata Dogiel, Acinetoidea pro Acinetina Claparède, Solinelloidea pro Mesocoelia Delage Hérouard.]

Prowazek, S. von (1911): Handbuch der Pathogenen Protozoen. 1. Lieferung. Leipzig, Joh. Ambr. Barth. 8°, 117 pp., 3 Taf, 76 figg.. 6,40 M. [Fixierung und Färbung (Giemsa), System der P., Dysenterie-Amöben (Hartmann), Entamoeba coli (Werner). Trichomonas, Lamblia (Rodenwaldt), Costia, Trypanoplasma (Neresheimer).] — 2. Lieferung. 119—248 pp., 2 Taf., 42 figg. 7,20 M. [Chlamydozoen, mit Beiträgen von B. Lipschütz, A. Leber, L. Halberstaedter und R. Maresch.

Raff, Janet W. (1911): Protozoa Parasitic in the large Intestine of Australian Frogs, Part I. Proc. R. Soc. Victoria N. S. Vol. 23 p. 586—594, 2 pls. [2 nn. spp. in: Opalalina, Opalina.]

Reukauf, E. (1911): Naturwissenschaftliche Bibliothek für Jugend und Volk. Herausgegeben von Konrad Höller und Georg Ulmer. Die mikroskopische Kleinwelt unserer Gewässer. Eine Einführung in die Naturgeschichte der einfachen Lebensformen nebst kurzer Anleitung zu deren Studium. Leipzig, Quelle & Meyer, 8°, 134 pp., 119 figg.

Rosenberger, Randle C. (1911): The Presence of Intestinal Parasites in Inmates of the Philadelphia General Hospital. N. Y. med. Journ. Vol. 93 p. 567—570, 1 fig.

Ruediger, E. H. (1911): Some Observations on so-called Flagellates, Ciliates, and other Protozoa Encountered in Water and in Human Stools. (Preliminary Report.) Philippine Journ. Sc. Vol. 6 B p. 155—161, 2 figg. [Antagonism of Ciliates and Flagellates, Cultivation of former in symbiosis with bacteria. Transverse cell division.]

Самсоновъ, Н. А. Samsonow, N. A. (1908): Матеріалы по изслѣдованію озеръ Лифляндской губерніи. Къ свѣдѣніямъ о планктонѣ оз. Шпанкау. Проток. Общ. Естеств. Юрьевск. Унив. — Sitz.-Ber. nat. Ges. Univ. Jurjew (Dorpat) Bd. 17 Abt. 3 p. 1—92. [Materialien zur Erforschung der Seen Livlands. Zur Kenntnis des Planktons des Spankausees.]

Schaudinn, Fritz (1911): Fritz Schaudinn's Arbeiten, herausgegeben mit Unterstützung der hamburgischen wissenschaftlichen Stiftung. Hamburg, Leipzig, Leopold Voß, 4°, XII, 612 pp., 1 portr. 30 Taf., 44 figg. 50 M.

Schepotieff, Alexander (1911): Untersuchungen über niedere Organismen. I. Die Gastraeaden (Haliphysema und Gastrophysaema). Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 32 p. 43—76, 3 Taf. [Foraminiferen-Entwicklung.] — II. Die Xenophyophoren des Indischen Ozeans. p. 245—286, 2 Taf. — III. Monerenstudien. p. 367—400, 2 Taf.

Schodduyn, René (1910): Contribution à l'étude biologique de la Colme (Nord.) C. R. Ass. franc. Av. Sc. Sess. 38 p. 713—717.

— (1910): Quelques observations faites dans un petit aquarium marin. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. 38 p. 717—723, 1 fig.

Schütze, C. (1912): Die lebendige Zelle im Kalkwasser. Verh. Ges. deutsch. Nat. Ärzte Vers. 83 Tl. 2 Hälfte 2 p. 121—125.

Скориковъ, А. С. Skorikow, A. S. (1904): Къ свѣдѣніямъ о планктонѣ о. Пестова. Изъ Никольск. Рыбоводн. Завода. — Aus der Fischzuchtanstalt Nikolsk No. 9 p. 41—112, 14 figg. [Zur Kenntnis des Planktons des Sees Pestowo.]

Steuer, Adolf (1911): Leitfaden der Planktonkunde. Leipzig, Berlin, B. G. Teubner, 8°, II, 382 pp., 1 Taf., 279 figg., 7 M.

Stiasny, Gustav (1911): Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes während des Jahres 1910. Zool. Anz. Bd. 37 p. 517—522.

Stiles, Ch. Wardell (1911): The Presence of Lamblia duodenalis in man in North Carolina and the Recognition of Amebae in Feces several days old. Public Health Rep. Washington Vol. 26 p. 1347—1348.

Stitt, E. R. (1911): A Study of the Intestinal Parasites Found in Cavite Province. Philippine Journ. Sc. Vol. 6 B p. 211—214.

Teichmann, Ernst (1911): Das Problem der Befruchtung und die Protozoenforschung. Nat. Wochenschr. Bd. 26 p. 513—520, 3 figg.

— (1911): Sexualitätsproblem und Protozoenforschung. 42. Ber. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt a. M. p. 136.

Thesing, Curt (1910): Ersatz verlorener Körperteile bei Tieren. Himmel und Erde Jahrg. 22 p. 241—252, 306—320, 23 figg.

— (1911): Experimentelle Biologie. II. Regeneration, Transplantation und verwandte Gebiete. Natur und Geisteswelt Bd. 337, 132 pp., 69 figg. 1 M.

Tornier, Gustav (1911): Über die Art, wie äußere Einflüsse den Aufbau des Tieres abändern. Verh. deutsch. zool. Ges. Vers. 20/21 p. 21—91, 64 figg. [Ähnlichkeit der Reaktion bei Protisten und bei Eicytobionten.]

Wenyon, C. M. (1911): Oriental Sore in Bagdad, together with Observations on a Gregarine in Stegomyia fasciata, the Haemogregarine of Dogs and the Flagellates of House Flies. Parasitology Vol. 4 p. 273—344, 5 pls., 36 figg.

Wolff, Max (1912): Über Bodenprotozoën. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 2 Bd. 33 p. 314—320.

Woodruff, Lorande Loss (1912): Observations on the Origin and Sequence of the Protozoan Fauna of Hay Infusions. Journ. exper. Zool. Vol. 12 p. 205—264, 15 figg.

Zacharias, Otto (1911): Aus Natur und Geisteswelt. Das Süßwasserplankton. Einführung in die freischwebende Organismenwelt unserer Teiche, Flüsse und Seebecken. Leipzig, B. G. Teubner, 12°, 132 pp., 1 Taf., 57 figg. M. 1.25.

Zschokke, F. (1911): Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Eine geographisch-faunistische Studie. Leipzig, Werner Klinkhardt, 8°, 246 pp., 2 Taf M. 15.—.

Mikroskopische Technik.

Anonymus (1911): Note on a New Rectangular Block Trimmer. Journ. Anat. Physiol. London Vol. 45 p. 179—180, 1 fig.

Amann, J. (1911): Das binokulare Mikroskop. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 488—493. — Le microscope binoculaire. Journ. suisse Chim. Pharmac. Ann. 49 p. 75—78.

Andreew, N. (1911): Über die vitale metachromatische Färbung mit Sulforhodamin. Arch. path. Anat. Physiol. Bd. 204 p. 447—452, 1 Taf.

Baker, F. W. Watson (1911): Anomalies in Objective Screw Threads. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 175—177.

Barnard, J. Edwin (1911): A Simple Method of Obtaining Instantaneous Photomicrographs. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 19—20, 1 fig.

— (1911): On the Use of a Metallic Electric Arc in Photomicrography. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 21—23.

Bell, E. T. (1910): The Staining of Fats in Epithelium and Muscle Fibers. Anat. Record Vol. 4 p. 199—212.

Boas, I. (1911): Über einen neuen Fettfarbstoff. (Berlin. med. Ges.) Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 48 p. 1282, Disk. p. 1246—1247. [Fettlösliches Chlorophyll.]

Breckner, A. (1911): Ein neuer mikrotechnischer Fixiertrog. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 504—506, 2 figg.



Bremer, John Lewis (1910): Notes on Staining Methods. Anat. Record Vol. 4 p. 263—266. [Cartilage, connective tissue fibrils, segmentation stages of ova, heart muscle.]

Brocher, F., et F. Doret (1911): Le travail au microscope et l'accommodation. Arch. Sc. phys. nat. Genève (4) T. 31 p. 42—55. — Rev. méd. Suisse romande Ann. 31 p. 69—84, 1 fig.

Chirivino, Vincenzo (1910): Über die histologische Technik bei der Untersuchung der Haut. Monatsh. prakt. Dermat. Bd. 51 p. 462—463.

Coles, Alfred C. (1911): The Prevention of Fading of Aniline Stained Microscopic Preparations. Knowledge Vol. 34 p. 192—193. — The Fading of Aniline-stained Microscopical Preparations. Lancet Vol. 180 p. 876—878.

Daufresne, Alexandre (1911): Un nouveau microscope d'enseignement. Nature Paris Ann. 39 Sem. 1 p. 395—397, 3 figg.

Doret, F. cf. supra Brochet, F.

Franz, Victor (1910): Photographien mit ultraviolettem Lichte. Teil I: Vom Ovarialei der Knochenfische. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 41—43, 1 Taf.

Fursenko, B. (1911): Über die Granulafärbung mit α-Naphthol-Dimethyl-p-Phenylendiamin. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 22 p. 97—101.

Gaidukov, N. (1910): Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. Jena, G. Fischer 1910, 8°, VI, 84 pp., 5 Taf., 13 figg. M. 8.—.

Garjeanne, A. J. M. (1911): Ein einfaches Exkursionsmikroskop. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 56—58, 2 figg.

Gee, W. W. Haldane (1910): The Ultra-microscope and Dark-ground Illumination. Trans. Manchester micr. Soc. 1909 p. 88—96, 5 figg.

Gemmill, J. F. (1911): Adaptation of Ordinary Paraffin Baths for Vacuum Embedding. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 26—28, 1 fig.

Glaser, O. C. cf. infra Grave, Caswell.

Grave, Caswell, and Otto C. Glaser (1910): A Simple Cooler for Use with the Microtome. Biol. Bull. Vol. 19 p. 240—242, 1 fig.

Heath, Chas. E. (1911): A New Microscope Lamp. Knowledge Vol. 34 p. 73, 1 fig.

Heath, C. E. (1911): On Fluid Mounting. Knowledge Vol. 34 p. 235.

Höber, Rudolf (1909): Die Durchlässigkeit der Zellen für Farbstoffe. Biochem. Zeitschr. Bd. 20 p. 56—99. [Mit Beziehung auf Lipoidtheorie.]

Hueter, C. (1911): Zur Technik der Bindegewebsfärbung. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 22 p. 389—392.

von Ignatowsky, W. (1911): Eine Notiz zum Leitz'schen Spiegelkondensor. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 50—51.

— (1911): Zur Geschichte des Kardioidkondensors. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 52—55, 2 figg.

Jackson, C. M. (1910): A Simple Electric Heater and Thermo-regulator for Paraffin Ovens, Incubators, etc. Anat. Record Vol. 4 p. 139—142, 1 fig.

Keeley, F. J. (1911): Micro-spectroscopic observations. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia Vol. 63 p. 106—116.

King, Helen Dean (1910): The Effects of Various Fixatives on the Brain of the Albino Rat, with an Account of a Method of Preparing this Material for a Study of the Cells in the Cortex. Anat. Record Vol. 4 p. 213—244, 15 figg.

Köhler, A. (1911): Eine neue Nernstlampe für Mikroprojektion und Mikrophotographie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 477—488, 4 figg.

Koenigsberger, Joh. (1911): Methoden zur Erkennung submikroskopischer Strukturen. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 34—41, 2 figg.

von Krogh, Mentz. (1911): Eine neue Methode zur Chromatinfärbung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 95—96.

Lee, A. B., and Paul Mayer (1910): Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. 4. Aufl. Berlin, R. Friedländer & Sohn, 1910, 8°, VII, 515 pp., M. 15.—.

von Lendenfeld, Robert, (1911): Bemerkungen über die technische Ausführung und biologische Verwertung mikroskopischer Messungen. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 27—34, 3 figg.

Lendvai, J. (1911): Korrektion einiger Fehler des mikrotechnischen Paraffin-Verfahrens. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 494—500, 2 figg.

Loele, W. (1911): Zur Methodik isolierter Granulafärbung. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 22 p. 433—437, 3 figg.

Mair, W. cf. infra Smith, J. L.

Masson, P. (1910): Une manière d'employer le muci-carmin. Bull. Mém. Soc. anat. (6) T. 12 p. 904—905.

— (1911): Le safran en technique histologique. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 573—574.

Mayer, Paul cf. supra Lee, A. B.

Merlin, A. A. C. Eliot (1911): On the Measurement of Grayson's New Ten-Band Plate. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 160—163.

Montanari, Alfredo (1911): Gli aspetti che assumono le neurofibrille a seconda della durata di fissazione del tessuto nervoso in piridina. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 22—25, 1 tav. [Metodo del Donaggio rivela delicatissima immagine strutturale.]

Nelson, Edward M. (1911): Adam's "Variable" and the Evolution of the Modern Microscope. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 178—184, 6 figg.

— (1911): On Dark-ground Illumination. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 11 p. 203—208.

— (1911): On some New Objectives and Eye-pieces by R. Winkel, of Gottingen. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 451—452.

Odhner, Nils (1911): Eine neue graphische Methode zur Rekonstruktion von Schnittserien in schräger Stellung. Anat. Anz. Bd. 39 p. 273—281, 6 figg.

Pollaci, Giuseppe (1911): Ein höchst einfaches Mittel zum automatischen Aufkleben der mikroskopischen Schnitte gleichzeitig mit dem Schneiden. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 22 p 289—290.

de Raadt, O. L. E. (1911): Romanowskyfärbung von Blutausstrichpräparaten mittels der Farblösung von Jenner. München. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 1453—1454.

Rawitz, Bernhard (1911): Zur Technik der Untersuchung des Zentralnervensystems der Säugetiere. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 1—11. [Färbung von Kaiserling-Material.]

Regnault, Félix (1907): L'ultra-microscope. Naturaliste Paris Ann. 29 p. 33.

Retzius, Gustaf (1911): Über die vitale Fixation des Nervensystems von H. Möllgaard und über die Gefriermethode im allgemeinen. Anat. Anz. Bd. 39 p. 203—208.



Rollett (1910): Fettfärbung mit dem Farbstoff der Paprika. (Wiss. Ges. deutsch. Ärzte Böhmen.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 36 p. 1391.

Romeis, B. (1911): Eine neue Vorrichtung zum Wässern, Entwässern und Entkalken. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 12—17, 3 figg.

Rost, Franz (1911): Über Kernfärbung an unfixierten Zellen und innerhalb des lebenden Tieres. Arch. ges. Physiol. Bd. 137 p. 359—421, 1 Taf.

Rousset, H. (1910): Quelques nouveautés dans le mécanisme du microscope. Cosmos Paris N. S. T. 62 p. 596—599, 11 figg.

Rutherford, N. C. (1911): A Modification of the Freiburg Method of Putting on a Directing Plane (Richtungs-Ebene) for Reconstruction. Anat. Anz. Bd. 39 p. 22—24, 1 fig.

Sand, René (1910): Une méthode simple et élective de coloration des neurofibrilles et des cylindre-axes. C. R. Ass. Anat. Réun. 12 p. 128—130.

Savagnone, Ettore (1909): Il tachiolo Paternó nel metodo di Golgi per la dimostrazione dell' apparato reticolare interno. Pathologica Genova Ann. 1 p. 536—538.

Scala, Augusto C. (1911): Contribución al estudio de las dobles coloraciones diferenciales obtenidas con un solo colorante. Anal. Mus. nac. Buenos Ayres T. 22 p. 147—157. [Fitohistologia.]

Schaeffer, J. Parsons (1911): Dissectible Blotting Paper Models. Anat. Record Vol. 5 p. 1—9, 5 figg.

Schaffnit, E. (1911): Ein Apparat zur mikroskopischen Beobachtung gefrierender Objekte. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 45—48, 2 figg.

— (1911): Ein einfacher Auswaschapparat. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 49—50, 1 fig.

Schilling, Claus (1911): Ein Apparat zur Erleichterung der Romanowsky-Färbung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 264—265, 1 fig.

Schüffner, W. (1911): Eine einfache Färbung der Leukozyten in der Zählkammer mit Differenzierung der einzelnen Zellarten. München. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 1451—1453.

Schultze, Oskar (1911): Über die Anwendung der Osmiumsäure und eine neue Osmiumhämatoxylinmethode. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 465—475.

Schwartz, Alfred (1911): Über die Beeinflussung der primären Färbbarkeit und der Leitungsfähigkeit des polarisierten Nerven durch die den Strom zuführenden Ionen. Einfluß der Kationen Ca¨, Na˙, K˙ auf die anodische Strecke. Arch. ges. Physiol. Bd. 138 p. 487—524, 7 figg.

Sitowski, Ludwik (1910): Experimentelle Untersuchungen über vitale Färbung der Mikrolepidopterenraupen. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1910 Cl. Sc. math.-nat. Sér. B p. 775—790, 1 Taf.

Smith, J. Lorrain, and W. Mair (1911): Fats and Lipoids in Relation to Methods of Staining. Skand. Arch. Physiol. Bd. 25 p. 247—255. [Observations on staining of fats and lipoids (chemically pure substances used).]

Snessarew, P. (1910): Über die Modifizierung der Bielschowsky'schen Silbermethode zwecks Darstellung von Bindegewebsfibrillennetzen. Zur Frage des Stroma verschiedener Organe. Anat. Anz. Bd. 36 p. 401—411, 7 figg.

Spitta, E. J. (1911): A Report on the Grayson's Rulings presented by Mr. C. Beck to the Royal Microscopical Society. Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 449—450.

Stempell, Walter (1911): Leitfaden für das mikroskopisch-zoologische Praktikum. Jena, G. Fischer, 8°, III, 84 pp., 71 figg., M. 2,80.

Strasmann, R. (1909): Beitrag zur Technik der Oxydasereaktion an Gewebsschnitten. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 20 p. 577—579.

Strecker, Friedrich (1911): Kombination von Fixierung und Färbung. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 17—21.

Studnička, F. K. (1911): Schlittenobjektivwechsler und Revolver. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 27 p. 501—503.

Triepel, Hermann (1911): Modell der Schwingungsebenen des Lichtes im Polarisationsapparat. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 42—45, 1 fig.

Unna, P. G. (1911): Die Reduktionsorte und Sauerstofforte des tierischen Gewebes. Arch. mikr. Anat. Abt. 1 Bd. 78 p. 1—73. [Tinktorielle Analyse der Atmungsvorgänge im Gewebe.]

Weidhaas, G. (1910): Mikrophotographische Momentaufnahmen. Monatsh. nat. Unterr. Bd. 3 p. 218—222, 2 Taf., 2 figg.

Wilson, J. Gordon (1910): Intra vitam staining with methylene blue. Anat. Record Vol. 4 p. 267—277.

Zaccarini, Giacomo (1910): Gleichzeitige Färbung des Glykogens und des Fettes in den Rippenknorpeln. Centralbl. allg. Path. path. Anat. Bd. 21 p. 822—824.

I. Cl.: *Sarcodina.*

I. Subcl.: *Rhizopoda.*

(Hierbei Literatur über Amöben-Dysenterie.)

Alexeieff, A. (1912): Sur le stade flagellé dans l'évolution des amibes limax. I. Stade flagellé chez Amoeba punctata Dangeard. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 126—128.

— cf. sub Allgemeines.

Anderson, Robert cf. infra Arnold, Ralph.

Andresen, Albert F. R. (1911): Amebic dysentery. Med. Rec. N. Y. Vol. 80 p. 1024—1026.

Arnold, Ralph, and Robert Anderson (1910): Geology and Oil Resources of the Coalinga District, California. Bull. U. S. geol. Surv. No. 398, 354 pp., 52 pls., 2 maps.

Awerinzew, S. cf. sub Allgemeines.

Beck, Paul (1911): Geologie der Gebirge nördlich von Interlaken. Beitr. geol. Karte Schweiz N. F. Lief. 29, 100 pp., 8 Taf., 31 figg. [Foraminiferen.]

Bellini, Raffaello (1905): Le varie facies del miocene medio nelle colline di Torino. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 24 p. 607—653.

Bokorny, Th. cf. sub Allgemeines.

Bourquin-Lindt, E. (1910): Gisements fossilières de la Mollasse Marine et du Crétacé du Vallon de La Chaux-de-Fonds. Bull. Soc. Sc. nat. Neuchâtel T. 36 p. 66—81, 1 fig.

Boussac, J. (1909): Alpes—Provence. Revision du Nummulitique alpin (feuilles d'Avignon, Nice et Antibes au 320.000). Bull. Carte géol. France T. 19 No. 122 p. 131—148, 3 figg. [Quelques foraminifères.]

Bresson, A. (1908/10): Pyrénées. Feuille d'Orthez. Bull. Carte géol. France T. 18 No. 119 p. 92—94. — T. 20 No. 126 p. 115—120, 1 fig. [Foraminifères fossiles.]



Brown, James Meikle (1911): Observations on some New and Little-known British Rhizopods. Journ. Linn. Soc. London Zool. Vol. 32 p. 77—85, 1 pl.

Brown, J. M. cf. sub Allgemeines.

Brown W. C. cf. sub Allgemeines.

Chamberlain, Weston P., and Edward B. Vedder (1911): The Effect of Ultra-violet Rays on Amoebae, and the Use of these Radiations in the Sterilization of water. Philippine Journ. Sc. B. Vol. 6 p. 383—394.

Checchia-Rispoli, G. (1911): La Serie nummulitica dei dintorni di Bagheria in provincia di Palermo. Giorn. Sc. nat. econ. Palermo Vol. 28 p. 107—186 7 tav.

— (1911): Sul Miocene medio di alcune regioni delle provincie di Palermo e di Girgenti. Giorn. Sc. nat. econ. Palermo Vol. 28 p 305—315. [Alcuni foraminiferi.]

— (1911): Sull' Oligocene dei dintorni di Campofiorito in provincia di Palermo Giorn. Sc. nat. econ. Palermo Vol. 28 p. 281—303, 1 tav., 1 fig.

Coca, Arthur F. (1912): The Separation of Protozoan Species by means of Immunity Reactions. Zeitschr. Immunitätsforsch. exper. Therap. Orig. Bd. 12 p. 127—133.

Cockerell, T. D. A. (1911): The Nomenclature of the Rhizopoda. Zool. Anz. Bd. 38 p. 136—137. [Microchlamys n. nom. pro Pseudochlamys Claparede et Lachmann non Lacordaire, Microcorycia pro Corycia Penard non Hübner non Baly.]

— cf. sub Allgemeines.

Comandon cf. sub Allgemeines.

Crema, C. (1911): Sezione geologica attraverso la valle di Licenza, nel bacino dell' Aniene. Boll. Com. geol. Ital. (5) Vol. 41 p. 406—422, 3 figg. [Foraminiferi.]

Cushman, Joseph A. (1912): New Arenaceous Foraminifera from the Philippine Islands and Contiguous Waters. (Scientific Results of the Philippine Cruise of the Fisheries Steamer „Albatross" 1907—1910 No. 17.) Proc. U. S. nation. Mus. Vol. 42 p. 227—230. [6 nn. spp. in: Dendrophyra, Haliphysema, Marsipella, Ammosphaerulina n. g., Reophax, Hormosina.]

Dalloni, Marius (1910): Étude géologique des Pyrénées de l'Aragon. Ann. Fac. Sc. Marseille T. 19 p. 1—436, 3 pls., 54 figg. [Quelques foraminifères.]

Debes, E. (1911): Zur Technik der Foraminiferen-Präparation. Sitz.-Ber. nat. Ges. Leipzig Jahrg. 37 p. 3—34, 3 Taf., 4 figg.

Derjugin, K. M. cf. sub Allgemeines.

Dervieux, E. (1912): Revisione delle lagente terziarie piemontesi. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 30 p. 674—676.

Dettmer, Friedrich (1911): Über das Variieren der Foraminiferengattung Frondicularia Defr. N. Jahrb. Min. Geol. Pal. 1911 Bd. 1 p. 149—159, 1 Taf.

Douvillé, Henri (1911): Les Foraminifères dans le Tertiaire des Philippines. Phillippine Journ. Sc. Vol. 6 D. p. 53—80. 4 pls., 9 figg. [3 nn. spp. in: Nummulites, Lepidocyclina 2 (3 nn. varr.).]

Duncan, Andrew (1912): Amoebic Dysentery. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 24—25.

Earland, Arth. cf. infra Heron-Allen, Ed.

Entz, Géza (1911): Hydrát pusztitó Amoeba. Állatt. Közlem. Köt. 10 p. 138—141. — Über eine neue Amöbenart. (Vorläufige Mitteilung.) p. 159. [A. hydroxena.]

Fantham, H. B. (1911): On the Amoebae Parasitic in the Human Intestine with Remarks on the Life-cycle of Entamoeba coli in Cultures. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 111—123.

Fauré-Fremiet, E. (1911): La constitution du test chez les Foraminifères arénacés Bull. Inst. océanogr. Monaca No. 216, 7 pp.

Ferrero, Luigi (1910): Osservaziani sul miocene medio nei dintorni di S. Mauro Torinese. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 28 p. 131—144, 1 tav. [Lepidocyclina negrii n. sp.]

Fine, M. S. cf. sub Allgemeines.

Fornasini, Carlo (1910): Revisione delle Lagene scabre fossili in Italia. Rend. Accad. Sc. Bologna N. S. Vol. 14 p. 65—70, 1 tav.

Fournier, Eugène (1908): Etudes sur les Pyrénées basques (Basses-Pyrénées, Navarre et Guipuzcoa). Bull. Carte géol. France T. 18 No. 121, 57 pp., 2 cartes, 33 figg. [Quelques Foraminifères.]

Franchini, G. (1912): Experimentelle Tropendysenterie. Die Entamoeba beim Affen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 590—595, 1 Taf., 1 fig.

— u. Raspaolo (1911): Kultivierbarkeit der Amöben auf Heu. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 48 p. 1714—1716, 4 figg.

Franke, A. (1910): Die Foraminiferen und Ostracoden des Untersenons im Becken von Münster in der Übergangszone aus mergeliger zu sandiger Facies. Monatsber. deutsch. geol. Ges. 1910 p. 141—146.

Frič, Anton (1910): Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. Ergänzung zu Band I. Illustriertes Verzeichnis der Petrefacten der cenomanen Korycaner Schichten. Arch. nat. Landesdurchforsch. Bd. 15 p. 1—101, 419 figg. [Foraminiferen. Auch Verzeichnis der in Sachsen aufgefundenen Petrefacten der cenomanen Schichten.]

Герасимовъ, А. П. Gerasimow, A. P. (1910): Къ вопросу о вѣроятномъ восрастѣ извержений Эльбруса. — Sur l'époque probable des éruptions de l'Elborous. Извѣстія Акад. Наукъ Спб. — Bull. Acad. Sc. St.-Pétersbourg (6) T. 4 p. 633—638. [Quelques Foraminifères.]

Gläser, Hans (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 27—152, 6 Taf., 5 figg. [3 nn. spp. in Amoeba.)

Goodey, T. cf. sub Allgemeines.

Gortani, Michele (1906): Sopra alcuni fossili neocarboniferi delle alpi carniche. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 25 p. 257—275, 8 figg. [Foraminiferi.]

— cf. infra Vinassa di Regny, P.

Gruber, Karl (1911): Über eigenartige Körperformen von Amoeba proteus. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 253—261, 4 figg.

— (1912): Experimentelle Untersuchungen an Amoeba proteus. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 27 p. 1—15, 3 figg. [Kernplasmarelation. Kernamputationen. Funktion der kontraktilen Vakuole nicht beeinflußt. Ordnender Einfluß des Kerns auf Bewegungen. Keine Nahrungsaufnahme durch kernlose Amöben. Abnahme der Kerngröße bei amputierten Amöben.

Grusz, Frigyes (1911): Az amoebák mesterséges tenyésztése. Allatt. Közlem. Köt. 10 p. 182—193, 1 fig. — Die arteficielle Züchtung der Amöben p. 230.

Guyer, Oskar cf. sub Allgemeines.

Halaváts, Gyulá (1910/11): A neogén korú üledékek Budapest környékén. Magyar. Földt. Intéz. Évkönyve K. 17 p. 257—358, 5 táb., 3 figg. — Die neogenen Sedimente der Umgebung von Budapest. Mitt. ung. geol. Anst. Bd. 17 p. 277—386, 5 Taf., 3 figg. [Mitunter Foraminiferen.]

Haniel, C. A. (1911): Die geologischen Verhältnisse der Südabdachung des Allgäuer Hauptkammes und seiner südlichen Seitenäste vom Rauhgern bis zum Wilden. Zeitschr. deutsch. geol. Ges. Bd. 63 p. 1—37, 4 Taf., 2 figg. [Foraminiferen.]

Hara, S. (1910): Beiträge zur Kenntnis der Amöben-Dysenterie. Frankfurt. Zeitschr. Path. Bd. 4 p. 329—371, 3 Taf., 2 figg.

Hartmann, Max (1912): Untersuchungen über parasitische Amöben. II. Entamoeba tetragena Viereck. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 163—181, 2 Taf., 4 figg. [Morphologie und Entwicklung. Autogamie durch modifizierte Kerne der Degenerationsformen vorgetäucht. Chromidien und Cystenbildung.]

Hartmann, Max, und Eugen Whitmore (1912): Untersuchungen über parasitische Amöben. III. Entamoeba coli Lösch em. Schaudinn. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 182—194, 2 Taf., 2 figg. [Morphologie, Fortpflanzung, Cystenbildung. Autogamie innerhalb der Cyste nicht bewiesen.]

Haug, Emile (1909): Revision du Nummulitique du Haut-Verdon (feuille d'Avignon au 320000). Bull. Carte géol. France T. 19 No. 122 p. 151—156. [Quelques Foraminifères.]

Heim, Arnold (1910): Monographie des Churfürsten-Mattstoek-Gruppe. Beitr. geol. Karte Schweiz. N. S. Lief. 19 p. 1—436, 3 pls., 54 figg. [Fossillisten, darunter einige Forominiferen.]

Heinis, Fr. (1911): Beitrag zur Kenntnis der Zentralamerikanischen Moosfauna. Rev. suisse Zool. Vol. 19 p. 253—266, 1 Taf., 3 figg. [2 nn. spp. in Corycia Echiniscus.]

Hensen, V. cf. sub Allgemeines.

Heron-Allen, Edward, and Arthur Earland (1911): On the Recent and Fossil Foraminifera of the Shore-sands of Selsey Bill, Sussex. VII. Supplement (Addenda et Corrigenda). Journ. R. micr. Soc. London 1911 p. 298—343, 5 pls. [7 nn. spp. in Spiroloculina, Bulimina 2, Discorbina (2 nn. varr.), Linderina (Schlumb), Pulvinulina, Nonionina.] — VIII. Tabular List of Species and Localities. p. 436—448.

Hickson, Sydney J. (1911): The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905. On Polytrema and some allied Genera. A Study of some Sedentary Foraminifera based mainly on a Collection made by Prof. Stanley Gardiner in the Indian Ocean. Trans. Linn. Soc. London (2) Zool. Vol. 14 p. 443—462, 3 pls., 1 fig.

Hirschfeld, Ludwig (1909): Ein Versuch einige Lebenserscheinungen der Amöben physikalisch-chemisch zu erklären. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 9 p. 529—534. [Ursache der Änderungen der Oberflächenspannung bei Bewegung.]

Hirschfeld, L. cf. infra v. Wasielewski, Th.

Issel, Raffaele (1912): Dove si sviluppano le Globigerine? Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 21 Sem. 1 p. 503—504.

Jacob, O. (1911): Des abcès amibiens du cerveau observés au cours de l'hépatite suppurée dysentérique. Rev. Chir. Paris Ann. 31 p. 548—759, 5 figg.



Jarosz, Jan. (1909): Stratigraphie des Kohlenkalks in der Umgebung von Krakau Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1909 Sem. 1 p. 689—706, 2 Taf., 1 fig.

Kahl, A. cf. sub Allgemeines.

Kilian, W. (1910): La faune des couches à Hoplites boissieri Pict. sp. — (berriasien p. p. = valanginien inférieur) — du sud-est de la France. C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. 38 p. 476—496. [Foraminifères.]

King, Howard D. (1911): The Epidemiology of Amœbiasis in the Southern United States, with Some Pertinent Remarks as to the Absence of Liver Abscess in the Same Regions. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 182—188.

Krause, Paul Gustaf (1909): Über Diluvium, Tertiär, Kreide und Jura in der Heilsberger Tiefbohrung. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Bd. 29 p. 185. [Foraminiferen.]

Krumbach, Thilo (1911): Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. I. Grundlinien zur Geophysik von Rovigno. Zool. Anz. Bd. 37 p. 217—222. — II. Verzeichnis von Foraminiferen aus Rovigno, von F. Schaudinn. p. 254—256.

Lenhardtson, Albin (1911): Einige Gesichtspunkte betreffend die Bezahnung der fleischfressenden Pflanzen und der niederen Tiere. Deutsche Monatsschr. Zahnheilkde. Jahrg. 29 p. 536—548, 21 figg. [Nahrungsaufnahme bei Amöben.]

Leriche, Maurice (1909): Les terrains tertiaires. Ann. Soc. géol. Nord T. 38 p. 223—248, 3 figg. [Quelques foraminifères.]

Liebus, Adalbert (1911): Die Foraminiferenfauna der mitteleocanen Mergel von Norddalmatien. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Kl. Bd. 120 Abt. 1 p. 865—956, 3 Taf. [2 nn. spp. in: Bifarina, Haplophragmium. 4 nn. varr. in: Lagena, Cristellaria, Bolivina, Cymbalopora.]

Linko, A. K. cf. sub Allgemeines.

Łomnicki, A. M. (1908): Kreda pod Żurawnem. (Über die Kreidebildung bei Żurawno.) Natatka geologiczna. Kosmos Lwów Roczn. 33 p. 486—488.

Lotti, B. (1912): La formazione arenaceo-marnosa dell' Umbria con fossili ritenuti miocenici è più antica delle argille scagliose con ofioliti. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 30 p. 474—478.

Macbride, Thomas H. (1906): Geology of Sac and Ida Counties. Ann. Rep. Iowa geol. Surv. Vol. 16 p. 511—562, 1 pl., 2 maps, 2 figg.

McClendon, J. F. (1911): Ein Versuch, amöboide Bewegung als Folgeerscheinung des wechselnden elektrischen Polarisationszustandes der Plasmahaut zu erklären. Arch. ges. Physiol. Bd. 140 p. 271—280, 4 figg.

Mackinnon, D. L. cf. sub Allgemeines.

Madrid Moreno, J. cf. sub Allgemeines.

Martini cf sub Allgemeines.

Mennier, Alph. cf. sub Allgemeines.

Michel-Levy, Albert (1908): Les terrains primaires du Morvan et de la Loire. Bull. Carte geol. France T. 18 No. 120, 294 pp., 7 pls., 51 figg. [Foraminifères.]

Mielck, W. cf. sub Allgemeines.

Migliorini, Carlo (1911): Sui calcare miocenica casentinese. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 29 p. 423—456. [Alcuni foraminiferi.]



Munthe, Henr. (1910): Studier öfver Gottlands Senkvartära Historia. Sveriges geol. Ungersökn. Ser. C. a. No. 4, 213 pp., 2 taf., 1 Kart., 63 figg. [Foraminifera.]

Nägler, Kurt (1911): Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. Amoeba hartmanni n. sp. Anhang: Zur Centriolfrage. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 56—70, 1 Taf. [Centriol: Organ der Teilfähigkeit und der Differenzierung allgemein vorhanden.]

Nebe, Balduin (1911): Die Culmfauna von Hagen i. W., ein Beitrag zur Kenntnis des westfälischen Untercarbons. N. Jahrb. Min. Geol. Pal. Beil.-Bd. 31 p. 421—495, 5 Taf., 1 fig. [Foraminiferen.]

Nelli, Bindo (1908): Il miocene del monte Titano nella repubblica di S. Marino. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 26 p. 239—322, 3 tav. [Alcuni foraminiferi.]

— (1910): Fossili miocenici del Modonese. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 28 p. 489—523. [Qualche foraminifero.]

Nöller, Wilhelm (1912): Entamoeba aulastomi nov. spec., eine neue parasitische Amöbe aus dem Pferdeegel (Aulastomum gulo Moq-Tand.). Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 195—200, 1 Taf. [Vegetative Formen und Cysten.]

Noth, Rudolf (1912): Die Foraminiferen der roten Tone von Barwinek und Komarnók, Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ungarn Bd. 25 p. 1—24, 1 Taf., 1 fig. [5 nn. spp. in: Rhabdammina, Reophax, Ammodiscus, Trochammina, Endothyra.]

Padovani, Corrado cf. sub Allgemeines.

Pantanelli, Dante (1911): Sulla estensione dell' Oligocene nell' Appennino settentrionale. Atti Soc. Natural. Modena (4) Vol. 13 p. 28—37.

Parona, C. F. (1911): Sulla presenza del turoniano nel Monte Conero presso Ancona. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 30 p. 108—112. [Foraminiferi.]

Penard, Eug. cf. infra Wailes, G. H.

— (1911): On some Rhizopods from Sierra Leone. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 11 p. 299—306, 2 pls. [3 nn. spp. in: Difflugia 2, Leguereusia.]

Popoff, Methodi (1911): Über den Entwicklungscyclus von Amoeba minuta n. sp. Anhang: Über die Teilung von Amoeba sp. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 197—223, 2 Taf., 7 figg.

— (1912): Über die geschlechtliche Fortpflanzung von Euglypha alveolata Duj. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 8—26, 2 Taf., 8 figg.

von Prowazek, S. (1911): Beitrag zur Entamoeba-Frage. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 345—350, 1 Taf., 1 fig. [E. williamsi n. sp.]

— (1912): Entamoeba. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 273—274, 6 figg. [2 nn. spp.]

— cf. sub Allgemeines.

Puschkarew, B. (1911): Zur Technik des Amöbenstudiums. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 28 p. 145—150, 1 Taf.

Quaas, A. (1909): Über eine obermiocäne Fauna aus der Tiefbohrung Lorenzdorf bei Kujau (Oberschlesien) und über die Frage des geologischen Alters der subsudetischen Braunkohlenformation in Oberschlesien. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Bd. 27 p. 189—195. [Mitunter Foraminiferen.]

Raspaolo cf. supra Franchini, G.

Renz, Carl (1911): Neue geologische Forschungen in Griechenland. Centralbl. Min. Geol. Pal. 1911 p. 255—261, 289—298, 4 figg. [Foraminiferen.]

Reukauf, E. cf. sub Allgemeines.

Rosenberger, R. C. cf. sub Allgemeines.
Rutten, L. (1911): Over Orbitoiden uit de omgeving der Balik Papan-Baai, Oostkust van Borneo. Versl. wis.-nat. Afd. Akad. Wet. Amsterdam D. 19 p. (1143)—(1161), 1 Taf., 4 figg. — On Orbitoides in the Neighbourhood of the Balik Papan Bay, East-coast of Borneo. Proc. Akad. Wet. Amsterdam Vol. 13 p. (1122)—(1139), 1 pl., 4 figg. [6 nn. spp. 2 nn. varr. Lepidosemicyclina n. subg.]
Sacco, Federico (1906): La questione eo-miocenica dell' Appennino. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 25 p. 65—127.
— (1908): Gli Abruzzi. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 26 p. 377—460, 1 tav., 1 cart. [Alcuni foraminiferi.]
Sacco, Frederico (1910): L'appennino meridionale. Boll. Soc. geol. Ital. Vol. 29 p. 287—367. [Foraminiferi.]
Samsonow, N. A. cf. sub Allgemeines.
Schaudinn, Fr. cf. sub Allgemeines.
— cf. supra Krumbach, Thilo.
Schepotieff, A. cf. sub Allgemeines.
Schmidt, Martin (1911): Neue Funde aus der Trias von Rottweils Umgebung. Jahresh. Ver. vaterl Nat. Württemberg Jahrg. 67 p. XCIII—XCV. [Foraminiferen.]
Schmierer, Th. (1910): Über ein glazial gefaltetes Gebiet auf dem westlichen Fläming, seine Tektonik und seine Stratigraphie unter besonderer Berücksichtigung des marinen Oligocäns. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bregakad. Bd. 31 Tl. 1 p. 105—135, 1 Taf., 4 figg. [Mitunter Foraminiferen.]
Schodduyn, René cf. sub Allgemeines.
Schroeder, H. und Stoller, J. (1909): Diluviale marine und Süßwasser-Schichten bei Utersen-Schulau. Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Bergakad. Bd. 27 p. 455—527, 3 Taf., 3 figg. [Einige Foraminiferen.]
Schubert, Richard (1911): Die fossilen Foraminiferen des Bismarckarchipels und einiger angrenzender Inseln. Abh. geol. Reichsanst. Wien Bd. 20 Heft 4, 130 pp., 6 Taf., 17 figg. [4 nn. spp. in: Pleurostomella, Ehrenbergina, Lepidocyclina 2. 5 nn. varr. in: Lagena, Nodosaria, Sagrina 2, Miogypsina. Protammida, Metammida, Schizostoma, Basistoma nn. grupp.]
Schüßler, Hermann (1911): Chlamydophrys schaudinni n. sp. (Vorläufige Mitteilung.) Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 366—369, 3 figg.
Schütze, C. cf. sub Allgemeines.
Schulze, Franz Eilhard (1907): Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, in Charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross", from October, 1904, to March, 1905, Lieutenant Commander L. M. Garrett, U. S. N., Commanding. XI. Die Xenophyophoren. Bull. Mus. comp. Zool. Vol. 51 p. 143—162, 1 pl.
— (1912): Xenophyophora. Zool. Anz. Bd. 39 p. 33—43, 1 fig.
Sherlock, Robert Lionel (1911): The Relationship of the Permian to the Trias in Nottinghamshire. Quart. Journ. geol. Soc. Vol. 67 p. 75—117, 1 pl., 6 figg. [Foraminifera.]
Smith, Allen J., and F. D. Weidmann (1910): Infection of a stillborn Infant by an amebiform Protozoön (Entamoeba mortinatalium, n. s.). Univ. Pennsylvania med. Bull. Vol. 23 p. 285—298. Suppl. p. 359—360.

Smith, Stanley (1911): The faunal Succession of the upper Bernician. Trans. nat. Hist. Soc. Northumberland Durham Newcastle N. S. Vol. 3 p. 591—645, 3 pls., 1 fig. [Foraminifera.]

von Staff, Hans (1912): Monographie der Fusulinen. (Geplant und begonnen von E. Schellwien). Teil III: Die Fusulinen (Schellwienen) Nordamerikas. Palaeontographica Bd. 59 p. 157—191, 6 Taf., 17 figg. [3 nn. spp. in: Girtyina, Fusulina 2 (2 nn. varr.). Schellwienia n. nom. pro Fusulina s. str. non s. lat.]

Steinmann, P. cf. infra Zschokke, F.

Stiasny, Gust. cf. sub Allgemeines.

— (1911): Planktonische Foraminiferen aus der Adria. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Bd. 120 Abt. 1 p. 749—755.

— (1911): Foraminiferen aus der Adria. Anz. Akad. Wiss. Wien Bd. 48 p. 313.

Stiles, Ch. Wardell (1911): The Presence of Entamoeba histolytica and E. coli in North Carolina. Public Health Rep. Washington Vol. 26 p. 1276.

— cf. sub. Allgemeines.

Stitt, E. R. cf. sub Allgemeines.

Stoller, J. cf. supra Schroeder, H.

Thesing, C. cf. sub Allgemeines.

Toldo, Giov. (1905): Note preliminari sulle condizioni geologische dei contrafforti appenninici compresi fra il Sillaro e il Lamone. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 24 p. 343—386, 1 tav. [Foraminiferi.]

Trabucco, G. (1909): Fossili, stratigrafia ed età del calcare di Acqui (Alto Monferato). Boll. Soc. geol. ital. Vol. 27 p. 337—400, 4 tav. [Foraminiferi.]

Троицкій, М., Troizky, M. (1911): Rhizopoda testacea окрестностей г. Тамбова. — Rhizopoda testacea der Umgebung von Tambow. Зап. кіевск. Общ. Естеств. Mém. Soc. Nat. Kiew T. 21 Livr. 4 p. 153—162, 3 figg.

Vedder, E. B. supra Chamberlain, W. P.

Vetters, Hermann (1910): Beiträge zur Geologie des Zjargebirges und des angrenzenden Teiles der Mala Magura in Oberungarn. Denkschr. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Kl. Bd. 85 p. 1—60, 6 Taf., 2 Kart., 4 figg. [Mitunter einige Foraminiferen.]

Vinassa de Regny, P. (1906): Sull' estensione del carbonifero superiore nelle alpi carniche. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 25 p. 221—232, 4 figg. [Foraminiferi.]

Vinassa de Regny, Paolo, e Michele Gortani (1905): Fossili carboniferi del M. Pizzul e del Piano di Lanza nelle alpi carniche. Boll. Soc. geol. ital. Vol. 24 p. 461—605, 4 tav., 12 figg. [Foraminiferi.]

Wailes, G. H. (1912): Freshwater Rhizopoda from the Hebrides, Orkney and Shetland Islands, and Western Scotland; with description of a New species. Scottish Natural. 1912 p. 59—65, 1 fig. [Hyalosphenia ovalis n. sp.]

Wailes, G. H., and Eugene Penard (1911): Clare Island Survey. Pt. 65. Rhizopoda. Proc. Irish Acad. Vol. 31 No. 65, 64 pp., 6 pls. [4 nn. spp. in: Cryptodifflugia, Euglypha 3. 3 nn. varr. in Cyphoderia.]

Walker, Ernest Linwood (1911): A Comporative Study of the Amoebae in the Manila Water Supply, in the Intestinal Tract of Healthy Persons, and in Amoebic Dysentery. Phillippine Journ. Sc. B Vol. 6 p. 259—277, 5 pls.

v. Wasielewski, Th., und L. Hirschfeld (1910): Untersuchungen über Kulturamöben. Abh. Heidelberg Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Jahrg. 1910 No. 1, 31 pp., 4 Taf., 5 figg.

Weidman, F. D. cf. supra Smith, Allen J.

Wells, R. T. (1911): Aerial Contamination as a Fallacy in the Study of Amoebic Infections by Cultural Methods. A Preliminary Note. Parasitology Vol. 4 p. 204—219, 1 pl. [Morphology and life cycle. Two saprophytic types present in air.]

Whitmore, Eugene R. (1911): Parasitäre und freilebende Amöben aus Manila und Saigon und ihre Beziehungen zur Dysenterie. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 71—80, 3 figg.

— (1911): Studien über Kulturamöben aus Manila. Arch. Protistenk. Bd. 23 p. 81—95, 3 Taf. [Trimastigamoeba n. g., philippensis n. sp.]

— (1911): Vorläufige Bemerkungen über Amöben aus Manila und Saigon. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 234—235.

— cf. supra Hartmann, M.

Wiesner, Hans (1911): Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. VIII. Schalentragende Foraminiferen von der Westküste Istriens. Zool. Anz. Bd. 38 p. 505—510, 2 figg. [Hormosina semiglobosa n. sp. 2 nn. varr. in: Discorbina.]

— (1912): Zur Systematik adriatischer Nubecularien, Spiroloculinen, Miliolinen und Biloculinen. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 201—239, 4 figg. [3 nn. spp. in: Spiroloculina, Miliolina 2.]

Wolff, M. cf. sub Allgemeines.

Woodruff, L. L. cf. sub Allgemeines.

Wülker, Gerhard (1911): Die Technik der Amöbenzüchtung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Ref. Bd. 50 p. 577—610.

Zacharias, O. cf. sub Allgemeines.

Zschokke, F. cf. sub Allgemeines.

Zschokke, F. und P. Steinmann (1911): Die Tierwelt der Umgebung von Basel. Basel, Helbling & Lichtenhahn, 8°, 96 pp., 1 Kart.

II. Subcl.: *Heliozoa.*

Brown, J. M. cf. sub Allgemeines.

Caullery, Maurice (1911): Sur un héliozoaire marin (Gymnosphaera albida Sassaki) trouvé à Banyuls. Bull. Soc. zool. France T. 36 p. 3—7, 2 figg.

— (1910): Sur un protozoaire marin du genre Ciliophrys Cienkovsky (C. marina n. sp.). C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. 38 p. 708—709.

Cockerell, T. D. A. cf. sub Allgemeines.

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Hunt, Edmond John (1911): Some notes on Actinosphaerium eichhornii. Knowledge Vol. 34 p. 298—300, 5 figg.

Lauterborn, R. cf. sub Allgemeines.

Padovani, Corrado cf. sub Allgemeines.

Reukauf, E. cf. sub Allgemeines.

Samsonow, N. A. cf. sub Allgemeines.

Schaudinn, Fr. cf. sub Allgemeines.

Wailes, G. H. and E. Penard cf. sub Rhizopoda.

III. Subcl.: *Radiolaria.*

Awerinzew, S. cf. sub Allgemeines.

Borgert, A. (1911): Die tripyleen Radiolarien der Plankton-Expedition. Challengeridae. Ergebn. Plankton-Exped. Bd. 3 L. h. 11 p. 419—536, 5 Taf., 22 figg. [Challengeron gracillimum n. sp.]

— (1911): Fremdkörperskelete bei tripyleen Radiolarien. Vierte Mitteilung über Tripyleen. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 125—140, 7 figg.

Derjugin, K. M. cf. sub Allgemeines.

Hensen, V. cf. sub Allgemeines.

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Hill, William (1912): Rocks containing Radiolaria. Proc. Geol. Ass. London Vol. 23 p. 62—91.

Huth, Walter (1911): Über die Fortpflanzung von Thalassicolla nebst Bemerkungen zu der Arbeit von **Moroff**: Vegetative und reproduktive Erscheinungen von Thalassicolla. (Vorläufige Mitteilung.) Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1911 p. 1—19, 2 Taf.

Kahl, A. cf. sub Allgemeines.

Linko, A. K. cf. sub Allgemeines.

McLean, R. C. (1912): A Group of Rhizopods from the Carboniferous Period. Proc. Cambridge philos. Soc. Vol. 16 p. 433—513, 6 figg. [15 nn. spp. in: Traquairia 5, Sporocarpon 6, Zygosporites 3, Oidospora.]

Meunier, Alph. cf. sub Allgemeines.

Stiasny, Gustav (1911): Radiolarien aus der Adria. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Bd. 120 Abt. 1 p. 487—503, 1 fig. [2 nn. spp. in: Acanthosphaera, Aulactinium.]

— (1911): Radiolarien aus der Adria. Anz. Akad. Wiss. Wien Bd. 48 p. 201.

— cf. sub Allgemeines.

II. Cl.: *Cnidosporidia.*

I. Ordn.: *Microsporidia.*

Awerinzew, S., und K. **Fermor** (1911): Studien über parasitische Protozoen. Zur Frage über die Sporenbildung bei Glugea anomala. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 1—6, 7 figg.

Cépède, Casimir (1911): Matériaux pour la limnobiologie du Nord de la France. 3me Note. Sur la présence de Diaptomus castor **Jurine** dans les mares des dunes de Wimereux Ambleteuse et description de Gurleya richardi n. sp. Microsporidie nouvelle parasite de ce Copépode d'eau douce. Ann. Biol. lacustre T. 5 p. 27—32, 14 figg.

Chatton, Edouard, et A. **Krempf** (1911): Sur le cycle évolutif et la position systématique des protistes du genre Octosporea **Flu**, parasites des muscides. Bull. Soc. zool. France T. 36 p. 172—179, 2 figg. [O. monospora n. sp.]

Dunkerly, J. S. cf. sub Allgemeines.

Epstein, H. (1911): Beiträge zur Kenntnis von Pleistophora periplanetae (**Lutz** und **Splendore**). (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Centralbl. Bd. 31 p. 676—682, 752.

Fantham, H. B., and Annie Porter (1911): A Bee-disease due to a Protozoal Parasite (Nosema apis). Proc. zool. Soc. London 1911 p. 625—626.

Fermor, K. cf. supra Awerinzew, S.

Krempf, A. cf. supra Chatton, Ed.

Le Danois, Edouard (1910): Sur une tumeur à microsporidies chez un Crénilabre. Bull. Soc. scient. méd. Ouest Rennes T. 19 p. 210—211, 1 fig. [Plistophora labrorum n. sp.]

Mackinnon, D. L. cf. sub Allgemeines.

Nägler, K. cf. sub Allgemeines.

Nemeczek, Albin (1911): Beiträge zur Kenntnis der Myxo- und Microsporidien der Fische. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 143—169, 2 Taf., 19 figg. [4 nn. spp. in: Henneguya, Myxobolus 2, Nosema.]

Porter, Annie cf. supra Fantham, H. B.

Swellengrebel, N. H. (1911): The Life-history of Pleistophora gigantea, Thélohan (Glugea gigantea Thél.). Parasitology Vol. 4 p. 345—363, 2 pls., 20 figg.

Weißenberg, Richard (1911): Beiträge zur Kenntnis von Glugea lophii Doflein. II. Über den Bau der Cysten und die Beziehung zwischen Parasit und Wirtsgewebe. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1911 p. 149—157.

— (1911): Über Microsporidien aus dem Nervensystem von Fischen (Glugea lophii Doflein) und die Hypertrophie der befallenen Ganglienzellen. Arch. mikr. Anat. Abt. 1 Bd. 78 p. 383—421, 2 Taf.

— (1911): Über einige Microsporidien aus Fischen. (Nosema lophii Doflein, Glugea anomala Moniez, Glugea hertwigii nov. spec.). Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1911 p. 344—351.

Wellmer, Leo cf. sub Gregarinidae.

II. Ordn.: *Sarcosporidia.*

Alexeieff, A. (1911): Sur la morphologie de la sacrosporidie du mouton (Sarcocystis tenella Railliet) (Note préliminaire.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 397—399.

Braun, H. cf. infra Teichmann, E.

Crawley, Howard (1911): Observations on Sarcocystis rileyi (Stiles). Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia Vol. 63 p. 457—468, 1 pl.

— cf. sub Allgemeines.

Muratet, L. cf. infra Sabrazès, J.

Sabrazès, J., et L. Muratet (1911): Toxicité des pulpes glycérinées de sarcosporidies du cheval. Proc.-Verb. Soc. Linn. Bordeaux Vol. 65 p. 51—52.

Teichmann, Ernst (1911): Über die Teilungen der Keime in der Cyste von Sarcocystis tenella. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 239—247, 1 Taf.

— (1911): Über ein Protozoentoxin. Verh. deutsch. zool. Ges. Vers. 20/21 p. 278—283.

Teichmann, E., und H. Braun (1911): Über ein Protozoentoxin (Sarcosporidiotoxin). Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 351—365.

Trinci, Giulio (1911): Note sopra una Sarcocystis parassita di Gongylus ocellatus Wagl., con considerazioni critiche sulla morfologia e sulla biologia dei Sarcosporidi. Monit. zool. ital. Anno 22 p. 309—325, 3 figg. [S. gongyli n. sp.]



III. Ordn.: *Myxosporidia.*

Auerbach, M. (1911): Unsere heutigen Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxosporidien. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 30 p. 471—494.

Awerinzew, S. (1911): Studien über parasitische Protozoen. V. Einige neue Befunde aus der Entwicklungsgeschichte von Lymphocystis johnstonei Woodc. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 179—196, 1 Taf., 2 figg.

— (1911): Studien über parasitische Protozoen. VII. Über Sporenbildung bei Myxidium sp. aus der Gallenblase von Cottus scorpius. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 199—204, 7 figg.

Cleland, J. B. cf. sub Allgemeines, Johnston, T. H.

Erdmann, Rh. (1911): Zur Lebensgeschichte des Chloromyxum leydigi, einer mictosporeen Myxosporidie. (Teil I.) Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 149 —162, 3 Taf., 4 figg. [Caryogamie findet beim Ausschlüpfen statt. Sporenbildung. Vegetative Dauerzustände. Infektion durch Darm.]

Johnston, T. H., and J. B. Cleland cf. sub Allgemeines.

Nemeczek, Albin cf. sub Microsporidia.

Parisi, Bruno (1912): Primo contributo alla distribuzione geografica dei Missosporidi in Italia. Atti Soc. ital. Sc. nat. Mus. civ. Milano Vol. 50 p. 283 —299, 11 figg. [5 nn. spp. in: Myxidium 2, Lentospora, Henneguya 2.]

Plehn, Marianne (1911): Die pathogene Bedeutung der Myxoboliden für die Fische. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 26 p. 20—27, 3 figg.

Surbeck, G. (1911): Eine große Sporencyste von Henneguya Zschokkei. Schweiz. Fisch.-Zeitg. Jahrg. 19 p. 163—165, 1 fig.

IV. Ordn.: *Actinomyxidia.*

Ikeda, Iwaji (1912): Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. I. The Life-History of a New Actinomyxidian, Tetractinomyxon intermedium g. et sp. nov. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 240—272, 1 pl., 1 fig. [Also T. irregulare n. sp. Doubts as to Protozoan nature of Cnidosporidia, relations with Dicyemidae and Orthonectidae.]

Haplosporidia.

Caullery, M. cf. infra Mesnil, F.

Mesnil, F., et M. Caullery (1911): Néoformations papillomateuses chez une Annélide (Potamilla torelli), due probablement à l'influence de parasites (Haplosporidie et levure). Bull. scient. France Belgique (7) T. 45 p. 89 —105, 2 pls., 3 figg.

— (1912): Néoformations papillomateuses chez une Annélide (Potamilla torelli), dûes probablement à l'influence de parasites (Haplosporidie et Levûre). Verh. 8. intern. Zool. Congr. Graz p. 559—563. [Haplosporidium potamillae.]

Cépède, Casimir (1911): Le cycle évolutif et les affinités systématiques de l'Haplosporidie des Donax. C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 507—509.

Mulsow, K. cf. infra Plehn, M.

Pettit, Auguste (1911): A propos du microorganisme producteur de la Taumelkrankheit: Ichthyosporidium ou Ichthyophonus. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 1045—1047.

Plehn, M., und K. Mulsow (1911): Der Erreger der „Taumelkrankheit“ der Salmoniden. Vorläufige Mitteilung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 59 p. 63—68, 1 Taf., 6 figg. [Pilze, nicht Haplosporidien.]

III. Cl.: *Mastigophora.*

I. Subcl.: *Flagellata.*

a) Sämtliche Ordnungen exclusive Binucleata.

Alexeieff, A. cf. sub Allgemeines.
Apstein cf. sub Allgemeines.
Bachmann, Hans cf. sub Allgemeines
— cf. sub Dinoflagellata.
Brown, W. C. cf. sub Allgemeines.
Chatton, Ed. cf. sub Allgemeines.
Crawley, H. cf. sub Allgemeines.

Alexeieff, A. (1911): Sur les Cercomonadines intestinales de Calliphora erythrocephala Mg. et de Lucilia sp. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 379—382, 28 figg.

— (1911): Sur la familie Cercomonadina Bütschli emend. (non Cercomonadidae Kent). C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 506—508, 6 figg. [Diagnoses des genres.]

— (1911): Sur la spécification dans le genre Trichomonas Donné. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 539—541. [3 nn. spp.]

— (1911): Sur la nature des formations dites „kystes de Trichomonas intestinalis“. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 296—298, 1 fig. [En réalité un Ascomycète voisin des Levures: Blastocystis n. g. enterocola n. sp.]

— (1911): Notes sur les Flagellés. I. — Quelques Flagellés intestinaux nouveaux ou peu connus. II. — Quelques Flagellés communs dans les infusions. Arch. Zool. expér. (5) T. 6 p. 491—527, 15 figg. [Polymastix batrachorum n. sp., Rhizomastix n. g. gracilis n. sp.]

— (1911): Sur la position des Monadidés dans la systématique des flagellés. Quelques observations sur le Monas vulgaris. Signification du Blépharoplaste. Bull. Soc. zool. France T. 36 p. 96—103, 1 fig. [Homologie du centrosome et du blépharoplaste.]

Apstein, C. (1910): Cyclopterus lumpus, der Seehase. Seine Fischerei und sein Mageninhalt. Mitt. deutsch. Seefisch.-Ver. Bd. 26 p. 450—465, 12 figg.

Arnold, I. cf. sub Allgemeines.
Awerinzew, S. cf. sub Allgemeines.
Bachmann, Hans cf. sub Dinoflagellata.

Birge, Edward A., and Chancey Juday (1911): The Inland Lakes of Wisconsin. The Dissolved Gases of the Water and their Biological Significance. Bull. No. 22 Wisconsin geol. nat. Hist. Surv., XX, 259 pp., 8 pls., 142 figg.

Брейтфусъ, Л. Breitfus, L. (1906): Мурманская біологическая станція (1899—1905). Реликтовое озеро Могильное. Труды Спб. Общ. Естеств. Отд. Зоол. и Физіол. — Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg Sect. Zool. et Physiol. T. 37 Livr. 4 p. 101—106. [Murmansche biologische Station (1899—1905). Der Reliktensee Mogiljnoje.]

Cockerell, T. D. A. cf. sub Allgemeines.



Crawley, H. cf. sub Allgemeines.
Erhard, H. cf. sub Allgemeines.
Fauré-Fremiet, E. cf. sub Allgemeines.
Fine, M. S. cf. sub Allgemeines.
Flu, P. C. sub Allgemeines.
Gineste, Ch. (1911): Mouvements amiboïdes et ondulatoires chez les infusoires flagellés. (Réun. biol. Bordeaux.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 1014—1016.
Gonder, R. (1911): Lamblia sanguinis (nov. sp.). Ann. Transvaal Mus. Vol. 2 p. 248—250, 1 fig.
Goodey, T. cf. sub Allgemeines.
Gurney, Robert (1911): The Tides of the River Bure and its Tributaries. Trans. Norfolk & Norwich Nat. Soc. Vol. 9 p. 216—243, 1 pl., 6 figg. [Fauna.]
Guyer, O. cf. sub Allgemeines.
Hamburger, Clara (1911): Studien über Euglena Ehrenbergii, insbesondere über die Körperhülle. Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Jahrg. 1911 Abh. 4, 22 pp., 1 Taf.
— (1912): Über einige parasitische Flagellaten. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 11 p. 211—219, 1 Taf. [2 nn. spp. in: Monocercomonas, Trypanoplasma.]
Hensen, V. cf. sub Allgemeines.
Herdman, W. A. (1911): A Comparison of the Summer Plankton on the West Coast of Scotland with that in the Irish Sea. Journ. Linn. Soc. London Zool. Vol. 32 p. 23—38, 8 figg.
Herdman, W. A., and Wm. Riddell (1911): The Plankton on the West Coast of Scotland in Relation to that of the Irish Sea. 19th Rep. Lancashire Sea-Fish. Lab. 1911 p. 60—113, 11 figg. — Trans. Liverpool biol. Soc. Vol. 25 p. 132—185, 11 figg.
Herdman, W. A., and Andrew Scott (1911): An Intensive Study of the Marine Plankton around the South End of the Isle of Man. — Part IV. 19th Rep. Lancashire Sea-Fish. Lab. 1911 p. 191—232, 5 figg. — Trans. Liverpool biol. Soc. Vol. 25 p. 263—304, 5 figg.
Jollos, Victor (1911): Studien über parasitische Flagellaten. I. Monocercomonas cetoniae n. sp. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 311—318, 1 Taf.
von Keissler, Karl (1911): Untersuchungen über die Periodizität des Phytoplanktons des Leopoldsteiner-Sees in Steiermark, in Verbindung mit einer eingehenderen limnologischen Erforschung dieses Seebeckens. (Vorläufige Mitteilung.) Arch. Hydrobiol. Planktonkde. Bd. 6 p. 480—485.
Lauterborn, Robert (1911): Pseudopodien bei Chrysopyxis. Zool. Anz. Bd. 38 p. 46—51, 1 fig.
— cf. sub Allgemeines.
Linko, A. K. cf. sub Allgemeines.
Lohmann, H (1911): Eier und Cysten des nordischen Planktons. Nordisches Plankton Lief. 13 No. 2, 20 pp., 18 figg.
Loppens, K. (1911): Origine des couleurs des eaux. Ann. Biol. lacustre T. 5 p. 47—130. [Colorations dues à des organismes animaux.]
Mackinnon, D. L. cf. sub Allgemeines.
Mangin, L. (1911): Mission en Mauritanie occidentale. V. Partie zoologique. Observations sur le Phytoplancton de la côte occidentale d'Afrique. Actes Soc. Linn. Bordeaux T. 65 p. 21—28, 1 pl., 2 figg.

Marsson, M. (1910): Bericht über die Ergebnisse der 8. biologischen Untersuchung des Rheins auf der Strecke Mainz bis Coblenz vom 18.—22. Juli 1908. Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 37 p. 260—289.

Martin, C. H., and Muriel Robertson (1911): Further Observations on the Caecal Parasites of Fowls, with some Reference to the Rectal Fauna of other Vertebrates. Part I. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 57 p. 53—81, 5 pls., 4 figg.

Martini cf. sub Allgemeines.

Mast, S. O. (1911): The Reaction System of the Flagellate, Peranema. (Amer. Soc. Zool. east. Branch.) Science N. S. Vol. 33 p. 390.

Meunier, Alph. cf. sub Allgemeines.

Mielck, W. cf. sub Allgemeines.

Nägler, K. cf. sub Allgemeines.

Padovani, Corrado cf. sub Allgemeines.

Pascher, A. (1912): Braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 100 p. 177—189, 3 figg. [Systematische Stellung.]

— (1912): Über Rhizopoden- und Palmellastadien bei Flagellaten (Chrysomonaden), nebst einer Übersicht über die braunen Flagellaten. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 153—200, 9 Taf., 7 figg.

Pointner, Hermann (1911): Beiträge zur Kenntnis der Oligochaetenfauna der Gewässer von Graz. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 98 p. 626—676, 2 Taf., 3 figg. [Parasitische Protozoen.]

v. **Prowazek, S.** (1911): Zur Kenntnis der Flagellaten des Darmtraktus. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 96—100, 16 figg. [Trichomonas spp. und Fanapepea n. g. intestinalis n. sp.]

— cf. sub Allgemeines.

Raff, J. W. cf. sub Allgemeines.

Reukauf, E. cf. sub Allgemeines.

Rosenberger, R. C. cf. sub Allgemeines.

Ruediger, E. H. cf. sub Allgemeines.

Schaudinn, Fr. cf. sub Allgemeines.

Schepotieff, A. cf. sub Allgemeines.

Scherffel, A. (1911): Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadineen. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 299—344, 1 Taf. [4 nn. spp. in: Chrysostephanosphaera n. g., Lepochromulina n. g. 2, Chromulina.]

Schodduyn, René cf. sub Allgemeines.

Schröder, Bruno cf. sub Dinoflagellata.

Skorikow, A. S. cf. sub Allgemeines.

Steuer, Adolf cf. sub Allgemeines.

Stiasny, Gust. cf. sub Allgemeines.

Stiles, C. W. cf. sub Allgemeines.

Stitt, E. R. cf. sub Allgemeines.

Thienemann, August (1911): Die Temporalvariationen der Planktonorganismen und ihre Erklärung. Nat. Wochenschr. Bd. 26 p. 145—156, 12 figg.

Úlehla, Vladimir (1911): Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Centralbl. Bd. 31 p. 645—656, 657—676, 689—705, 721—731, 74 figg.

Воронковъ, Н. Voronkov, N. (1911): Планктонъ водоемовъ полуострова. (Матеріалы, привезенные Ямальской экспедиціей Б. М. Житкова 1908 года). Коловратки и общая характеристика планктона. — Sur le plancton

des bassins de la presqu'île de Yamal. Rotifères et caractères généraux du plancton. Ежегодн. зоол. Муз. Акад. Наукъ Спб. — Ann. Mus. zool. Acad. Sc. St.-Pétersbourg T. 16 p. 180—214, 3 Cartes, 4 figg. [Euchlanis alata n. sp.]

Wager, Harold (1911): On the Effect of Gravity upon the Movements and Aggregation of Euglena viridis. Ehrb., and other Micro-organisms. Philos. Trans. R. Soc. London Vol. 201 B. p. 333—390, 4 pls., 3 figg.

Wolff, M. cf. sub Allgemeines.

Woodruff, L. L. cf. sub Allgemeines.

Zacharias, O. cf. sub Allgemeines.

Zschokke, F. cf. sub Allgemeines.

b) Binucleata.

Anonymus (1909): Mode of Transmission of Trypanosomes by Tsetse-Flies. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 1 p. 177—189. — Confirmation of Kleine's discovery. p. 209—211. — The rôle of insects in Trypanosome infection. p. 296—300.

— (1910): The transmission in nature of Trypanosoma gambiense. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 2 p. 197—201, 1 fig. p. 321—322.

— (1910): The duration of infection of Tsetse Flies by Trypanosomes. Brit. med. Journ. 1910 Vol. 1 p. 1312.

— (1910): Coast Gall-sickness—Cattle. Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 37 p. 455—458.

— (1910): Investigating the Sleeping Sickness of Uganda by the English Correspondent of the Scientific American. Scient. Amer. Vol. 103 p. 219, 225, 226, 227, 3 figg.

— (1910): Duration of the infectivity of the Glossina palpalis. Lancet Vol. 178 p. 1081—1082.

Alexeieff, A. (1911): Sur le genre Herpetomonas Kent. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 455—458, 17 figg.

— (1912): Notes sur les Herpetomonadidae (= Trypanosomidae Doflein 1911). Arch. Zool. expér. (5) T 9 Notes et Rev. p. XXIX—XXXVIII, 2 figg.

Aravandinos, Anast., und Nik. Michailidis (1911): Kala-azar in Griechenland. I. Das Kala-azar auf der Insel Hydra. Zentralbl. inn. Med. Jahrg. 32 p. 369—375.

Аргутинскій, П. М. Argutinski, P. M. (1903): Къ морфологіи и біологіи паразита малярін. Арх. біол. Наукъ Т. 10 p. 12—48, 1 pl. — Contribution à l'étude de la morphologie et de la biologie du parasite malarique. Arch. Sc. biol. St.-Pétersbourg p. 12—48, 1 pl.

Machado, Astrogildo cf. infra Horta, Paulo.

Aubert, L. (1908): Contribution à l'étude du paludisme. Bull. Soc. Nat. Ain No. 23 p. 19—26.

Aubert, P., et F. Heckenroth (1911): Sur trois Leucocytozoon des Oiseaux du Congo français. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 958—959.

Bagshawe, Arthur G. (1910): Recent Advances in our Knowledge of Sleeping Sickness. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 13 p. 343—348.

— (1911): Communication Relating to some Recent Experiments on the Transmission of Sleeping Sickness. (Brit. med. Assoc.) Brit. med. Journ. 1911 Vol. 2 p. 1263. [Transmission by Gl. morsitans shown possible.]

Balfour, Andrew (1906): Trypanosomiasis in the Anglo-Egyptian Sudan. 2 nd. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 113—173, 2 pls., 13 figg.

— (1908): Miscellaneous Notes. 3 d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 59, 1 pl. [Halteridia. Trypanosomes and big game. Blood parasites.

— (1908): Trypanosomiasis in the Anglo-Egyptian Sudan. 3 d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 27—35, 2 pls.

Balfour, Andrew (1908): Piroplasmosis in the Anglo-Egyptian Sudan. 3d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 37, 1 pl.

— (1911): The rôle of the Infective Granule in Certain Protozoal Diseases. (Brit med. Ass.) Brit. med. Journ. 1911 Vol. 2 p. 1268—1269. [Shedding of living resistant granules capable of development, by Spirochaetes in Fowl and in Tick and by Trypanosoma brucei and evansi.]

Barling, J. E. V. cf. infra Welsh, A.

Basile, Carlo (1911): Sulla Leishmaniosi e sul suo modo di trasmissione. Aggiunta alla 6a Nota preliminare. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 2 p. 72—73.

— (1911): Sulla leishmaniosi e sul suo modo di trasmissione. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 1 p. 278—282, 955—959.

— (1911): Sulla trasmissione delle leishmaniosi. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 1 p. 50—51.

Basile, Carlo, Francesco La Cava, ed Arrigo Visentini (1911): Sopra un caso di leptomeningite da Leishmania. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 2 p. 69—72.

— — — (1911): Sulla identità delle Leishmaniosi. (Studio particolareggiato delle condizioni di ambiente in cui iniziò e si svolse un caso di Kala-Azar). Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 2 p. 150—154, 1 tav.

Basile, C., e B. Grassi (1911): L'Haemogregarina canis in Italia. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 2 p. 730—733, 7 figg.

Basile, Carlo, ed Arrigo Visentini (1911): Sull' identità delle Leishmaniosi. (Culture su mezzo N. N. N. dei parasiti della leishmaniosi nel cane). Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 1 p. 590—591.

Bass, C. C. (1911): On the Cultivation of Malarial Parasites in Vitro by Preventing the Development of Complement in the Human Blood Employed. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 341—342.

Bateman, H. R. cf. infra Bruce, Dav.

Battaglia, Mario (1906): Trypanosoma vespertilionis. Ric. Lab. Anat. norm. Roma Vol. 12 p. 5—51, 2 tav. [n. sp. patogenica].

Belli, Carlo Maurizio (1906): Prophylaxie de la malaria et la fièvre jaune à bord des navires en station ou en relâche aux colonies. C. R. 15e Congr. intern. Méd. Sect. 17 p. 96—109.

Bevan, Llewellyn, and Edgar Williams (1911): Some Notes on the Trypanosomiases of Rhodesia. South Afric. Journ. Sc. Vol. 8 p. 135—146.

Bickel cf. infra Uhlenhuth.

Biot, C., R. Biot et G. Richard (1911): Influence du glucose sur la vitalité du Trypanosoma Lewisi in vitro. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 368—369 [Survivance jusqu'à 15 jours dans ampoules cachetées contenant du sérum et du glucose.]



Bishop, C. F. (1912): Notes on a Trypanosome found in a Sheep Tick, and its probable Connection with the Disease known as Louping-ill. Rep. 81st Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 418—419.

Blacklock, B. (1912): The Measurements of a Thousand Examples of Trypanosoma vivax. Ann. trop. Med. Paras. Liverpool Vol. 5 p. 521—513. [Averages 21.7 microns.]

— (1912): A Note on the Measurements of Trypanosoma vivax in Rabbits and White Rats. Ann. trop. Med. Paras. Liverpool Vol. 5 p. 537—538.

— cf. infra Yorke, Warrington.

Blanchard, R. (1906): Le paludisme à Madagascar. Bull. Acad. Méd. Paris (3) T. 56 p. 80—96. — Discuss. p. 110—118, 125—131.

Bouet, G., et E. Roubaud (1910): The Transmission of Trypanosomes. Expériences diverses de Transmission des Trypanosomes par les Glossines. III. Transmission de T. pecaudi par G. longipalpis et tachinoides. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 2 1910 p. 393—429, 1 pl., 17 figg.

— — (1910): Expériences diverses de transmission des Trypanosomes par les Glossines. (Notes préliminaires.) Ann. Inst. Pasteur Ann. 24 p. 658—667.

— — (1911): The Transmission of Trypanosomes. Expériences diverses de Transmission des Trypanosomes par les Glossines. iv. Transmission de Trypanosoma dimorphon par Glossina palpalis, tachinoides et longipalpis. Bull. Sleeping Sickness. Bur. Vol. 3, 1911 p. 51—53.

Bouvier, E. L. (1911): Les glossines et leur rôle dans les infections à Trypanosomes. Biol. Méd. Paris Ann. 9 p. 133—156, 8 figg.

Brault (1908): Paludisme et maladies parapaludéennes. Leur distribution géographique aux colonies et dans les pays chauds. Rev. scient. (5) T. 9 p. 394—402, 34 figg.

Breinl, A. cf. infra Uhlenhuth, Gross u. Bickel.

Brimont, E., et F. Mesnil (1912): Sur deux trypanosomes de mammifères de la Guyane. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 415—416, 2 figg.

Brocq-Rousseu (1911): La lutte contre la piroplasmose bovine. Rec. Méd. vétér. Paris T. 88 p. 149—158, 10 figg.

Broden, A., et J. Rodhain (1909): Le liquide céphalo-rachidien dans la Trypanosomiase humaine (maladie du sommeil). Névraxe Louvain T. 10 p. 61—79, 1 pl. — Note sur les modifications qui se produisent dans la composition du liquide encéphalo-rachidien de la Trypanosomiase humaine. p. 169—187.

Brown, A. A. (1910): Tick Fever in Fowls. Journ. Agric. Victoria Vol. 8 p. 96—97, 5 figg.

Brown, Alexander (1911): Trypanosomiasis in North-Eastern Rhodesia. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 166—167.

Bruce, David (1910): Human Trypanosomiasis. (Brit. med. Assoc.) Lancet Vol. 179 p. 408—409.

— (1910): Discussion on Sleeping Sickness. (Abstract.) Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 13 p. 236—237. [Transference of the parasite by the fly from one animal to another purely mechanical!]

— (1911): The Morphology of Trypanosoma evansi (Steel). Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 181—187, 1 pl., 4 figg.

Bruce, David, A. E. Hamerton, and H. R. Bateman (1911): Experiments to Ascertain if Certain Tabanidae Act as the Carriers of Trypanosoma pecorum. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 349—358, 1 pl.

Bruce, David, A. E. Hamerton, H. R. Bateman, and F. P. Mackie (1910): Experiments to ascertain if Cattle may act as a Reservoir of the Virus of Sleeping Sickness (Trypanosoma gambiense). Proc. R. Soc. London Vol. 82 B p. 480—484.

— — — — — (1910): Mechanical Transmission of Sleeping Sickness by the Tsetse Fly. Proc. R. Soc. London Vol. 82 B p. 498—501.

Bruce, David, A. E. Hamerton, H. R. Bateman, and R. van Someren (1911): Experiments to Investigate the Infectivity of Glossina palpalis Fed on Sleeping Sickness Patients under Treatment. Proc. R. Soc. London Vol. 83 B p. 338—344. — Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911, p. 158—160.

Brumpt, E. (1905): Les Trypanosomes chez les Vertebrés. Arch. Méd. expér. Paris T. 17 p. 743—779, 11 figg. [Revue critique.]

Buchanan, George (1911): Note on Developmental Forms of Trypanosoma brucei (pecaudi) in the Internal Organs, Axillary Glands and Bone-marrow of the Gerbil (Gerbillus pygargus). Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 161—164, 1 pl.

Burfitt, Mary B. cf. infra **Welsh, A.**

Camac, C. N. B. (1911): Human Trypanosomiasis. Amer. Journ. med. Sc. Vol. 142 p. 658—674, 3 figg.

Cardamatis, Jean P. (1911): Etude biologique et histologique de deux nouveaux Trypanosomes chez un chardonneret de nos pays. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 98—102, 1 pl.

— (1911): L'Haemamoeba ziemanni d'après les observations faites. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 60 p. 241—245, 2 pls.

— (1911): Des Piroplasmiases et Leishmaniases. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 60 p. 511—523, 2 pls.

Cardamatis, Jean P. et Socrate Photinos (1911): Etude biologique et histologique sur les Trypanosomes chez les Bovidés de Grèce. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 538—542, 1 pl.

Carini, A. (1911): Über Schizogonien bei Trypanosomen. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 80—83, 2 figg. [Sexueller Dimorphismus.]

— (1911): Zur Frage der Doppelkernigkeit mancher Hämogregarinen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 542—543, 5 figg.

Carpano, M. cf. infra **Martoglio, F.**

Carter, R. Markham (1911): Non-ulcerating Oriental Sore: the Cultural Characteristics of the Parasite as compared with a New similar Parasite in Erthesina fullo (Thumb.) a Pentatomid Bug. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 15—35, 2 pls.

Casu, Angelo (1911): Criterio botanico per lo studio dell'ambiente palustre littoraneo in rapporto alla Malaria ed all' Agricoltura. Primo contributo. La vegetazione e la malaria in correlazione col paludismo salato. Ann. Igiene sper. N. S. Vol. 21 p. 537—593, 1 tav., 15 figg.

Chagas, Carlos (1911): Nova entidade morbida do homem. Rezumo geral de estudos etiolojicos e clinicos. — Ein neuentdeckter Krankheitsprozeß des Menschen. Bericht über die ätiologischen und klinischen Beobachtungen. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 3 p. 219—275. [Verursacht durch Schizotrypanum cruzi. Überträger ist Conorhinus megistus.]

— cf. infra **Hartmann, Max.**

Chatton, Edouard (1911): Sur la systématique des trypanosomides des insectes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 578—580.

Chatton, Edouard et André Leger (1911): Sur l'autonomie spécifique du Trypanosoma drosophilae Chatton et Alilaire, et sur les eutrypanosomes des muscides non sanguivores. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 573—575.

— — (1911): Documents en faveur de la pluralité des espèces chez les Leptomonas des drosophiles. Remarques sur leur morphologie. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 663—666.

— — (1912): Diversité des formes de reproduction chez les Trypanosomes des Insectes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 20—23, 5 figg.

Chatton, Edouard, A. Leger et M. Leger (1912): Trypanosomides et membrane péritrophique chez les Drosophiles. Culture et évolution. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 453—456, 3 figg.

Chatton, Edouard et Marcel Leger (1911): Sur l'axostyle ou axoplaste des Trypanosomides des Insectes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 575—578, 6 figg.

— — (1912): Du déterminisme des infections endotrophiques ou péritrophiques des Drosophiles par leurs trypanosomides. Infections larvaires et imaginales. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 550—552. [Membrane péritrophique est secretée chez Drosophila par matrice péri-valvulaire de l'oesophage.]

— — (1912): Sur un mode d'agglutination et de cytolyse simulant un enkystement chez les Leptomonas des Drosophiles. C R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 171—174, 1 fig.

Шингарева, А. И., Schingareva, A. I. (1910): Къ вопросу о Leucocytozoon Данилевскаго и особенностяхъ его строенія. Арх. біол. Наукъ. — Arch. Sc. biol. St.-Pétersbourg T. 16 p. 183—202, 1 pl. [Zur Frage der Leucocytozoon Danilewsky und die Besonderheiten seines Baues.]

— — (1906): О гемоспоридіяхъ летучихѣ мышей. Арх. біол. Наукъ T. 12 p. 177—185, 1 pl. — Les hémosporidies des chauves-souris. Arch. Sc. biol. St.-Pétersbourg T. 12 p. 181—189, 1 pl.

Chowning, Wm. M. cf. infra Wilson, L. B.

Christophers, S. R. (1912): The Development of Leucocytozoon canis in the Tick with a Reference to the Development of Piroplasma. Parasitology Vol. 5 p. 37—48, 2 figg.

Cleland, J. B. and T. H. Johnston cf. sub Allgemeines.

Cleland, J. B. cf. sub Allgemeines, Johnston, T. H.

Cochran, Samuel (1912): The Superficial Lymph-nodes as a Source of Leishmania for Diagnosis in Cases of Kala-azar. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 9—10.

Comandon cf. sub Allgemeines.

Conor, A. (1912): Sur une hémogrégarine karyolysante de Naja haje. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 374—376, 7 figg [H. weissi n. sp.]

Crawley, Howard (1912): Trypanosoma americanum, a Common Blood Parasite of American Cattle. U. S. Dept. Agric. Bur. Anim. Industry Bull. No. 145, 39 pp., 15 figg.

— cf. sub Allgemeines.

Critien, A. (1911): Infantile Leishmaniasis (Marda tal Biccia) in Malta. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 37—56, 15 figg.



Cummins, S. Lyle (1908): Kala-azar in the Anglo-Egyptian Sudan. 3d Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 100—106, 1 pl., 1 map. — Observations on Kala-azar in Kassala Province, by L. Bousfield. p. 107—119, 2 figg.

Dale, J. cf. infra Rothermundt, M.

Dalyell, Elsie J. cf. infra Welsch, A.

Darling, S. T. (1910): Factors in the transmission and prevention of malaria in the Panama canal zone. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 4 p. 179—223.

— (1911): The Probable Mode of Infection and the Methods used in Controlling an Outbreak of Equine Trypanosomiasis (Murrina) in the Panama Canal Zone. Parasitology Vol. 4 p. 83—86. [T. hippicum.]

— (1912): The essential Features of the Lesions caused by Trypanosoma hippicum. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 150—152.

Di Cristina, G. cf. infra Jemma, R.

Dixon, R. W. (1910): East Coast Fever. Also Known as Rhodesian Redwater and Tropical Piroplasmosis. Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 36 p. 19—26.

— (1910): The Inoculation of imported Cattle for Redwater. Agric. Journ. Cape Good Hope Vol. 37 p. 365—369.

— (1911): East Coast Fever. Its Prevention and Eradication. Agric. Journ. Union South Africa Vol. 2 p. 10—22, 1 pl.

Dodd, Sydney cf. infra Gilruth, J. A.

Doflein, F. (1912): Biologische Untersuchungen an Trypanosomen, nebst Mitteilung einer neuen Färbungsmethode. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München Bd. 27 p. 73—78. [Längsstreifung. Vorkommen von Fett.]

Drew, C. M. (1911): Sleeping Sickness News. Anglo-Egyptian Sudan. Final Report of the Sudan Sleeping Sickness Commission. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 85—88, 2 figg.

Duke, H. L. (1912): The Transmission Trypanosoma nanum (Laveran). Proc. R. Soc. London Vol. 85 B p. 4—9.

— cf. infra Fraser, A. D.

Dunkerly, J. S. (1911): On Some Stages in the Life-History of Leptomonas muscae domesticae, with some remarks on the Relationships of the Flagellate Parasites of Insects. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 56 p. 645—655, 1 pl.

— cf. sub Allgemeines.

Elmassian, M. cf. sub Allgemeines.

Ensor, Howard (1908): Sleeping Sickness and the Bahr-El-Ghazal Province. 3d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 93—97. [Distribution of Gl. palpalis and morsitans.] — Additional Notes, by R. G. Archibald. p. 98—99. [Gl. palpalis in Uganda.]

Fantham, H. B. (1912): Herpetomonas pediculi, nov. spec., Parasitic in the Alimentary Tract of Pediculus vestimenti, the Human Body Louse. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 6 p. 25—40, 1 pl.

— (1912): Herpetomonas pediculi, nov. spec., Parasitic in the Alimentary Tract of Pediculus vestimenti, the Human Body Louse. Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 505—517, 1 pl. [Full life history. No connection with Vertebrate trypanosome.]

Feletti, R. (1910): Sul Kala-azar osservato a Catania. Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (5) Vol. 3 Mem. 16, 7 pp., 1 tav., 5 figg.

Финкельштейнъ, Н. Я. Finkelstein, N. (1907): Чужеядныя крови холоднокровныхъ Кавказа. Арх. біол. Наукъ. Arch. Sc. biol. St.-Pétersbourg T. 13 p. 132—162, 2 pls. [Die Parasiten im Blute der Kaltblüter des Kaukasus.]

Fischer, cf. infra Zwick.

Fischer, W. (1911): Beitrag zur Kenntnis der Trypanosomen. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 70 p. 93—103, 7 figg. [Übertragung von Tr. brucei durch Glossina palpalis. Trypanosomen in Darmsaft von gezüchteten Glossinen. Ziegentrypanosonen.]

Fischer, W. cf. infra Kleine, F. K.

Fleig, Charles (1911): Sur la survie du Trypanosoma brucei dans quelques mileux d'origine biologique et non biologique. Essais sur une méthode physiologique de culture des parasites du sang en général. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 527—529. [Valeur de la glucose.]

Flu, P. C. (1911): Die Ätiologie der in Surinam vorkommenden sogenannten „Boschyaws", einer der Aleppobeule analogen Erkrankung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 60 p. 624—637, 1 Taf., 3 figg.

França, Carlos (1911): Sur la relation autogénétique entre les grands et les petits trypanosomes de la grenouille. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 978—979. [T. undulans França et Athias: espèce bien caractérisée. T. elegans França et Athias: forme de transition entre formes plus jeunes et T. undulans. T. inopinatum Sergent: stade le plus jeune d. T. undulans.]

Franchini, G. (1911). Leishmania and Mosquitoes. Lancet Vol. 181 p. 1801.

— (1911): Note on Leishmania and Mosquitoes: The Leishmania donovani can live and develop in the intestinal tract of the Anopheles. Lancet Vol. 181 p. 1268—1269, 12 figg.

— (1911): Histologische Veränderungen und parasitärer Befund bei einem an Infektion durch Leishmania-Donovani verendeten Meerschweinchen. München. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p 2067, 3 figg.

— cf. infra Gabbi, Umb.

Fraser, A. D., and H. L. Duke (1912): An Antelope Trypanosome. Proc. R. Soc. London Vol. 85 B p. 1—2.

— — (1912): The Relation of Wild Animals to Trypanosomiasis. Proc. R. Soc. London Vol. 85 B p. 2—3.

— — (1912): Antelope Infected with Trypanosoma gambiense. Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 484—492.

Fry, W. B. (1911): A Preliminary Note on the Extrusion of Granules by Trypanosomes. Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 79—80.

Gabbi, Umberto (1911): Note on Tropical Diseases in Southern Italy. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol 5 p. 135—138.

Gabbi, Umberto, and G. Franchini (1912): Leishmania and Mosquitoes. Lancet Vol. 182 p. 534.

Galli-Valerio, B. (1911): Sur un Piroplasma d'Erinaceus algirus. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 565—657, 1 fig. [Probablement identique à P. minense; P. weissi n. sp.?] — (Soc. vaud. Sc. nat.) Arch. Sc. phys. nat. Genève (4) T. 31 p. 571.

Gaylord, Harvey R. (1908): The Resistance of Embryonic Epithelium, Transplantable Mouse Cancer, and certain Organisms to Freezing with Liquid Air. Journ. infect. Diseases Vol. 5 p. 443—448, 4 figg. [Trypanosoma gambiense sesists 20 min.)

Gonder, Richard (1911): The Life-cycle of Theileria parva — the Cause of East Coast Fever in Cattle in South Africa. Ann. Transvaal Mus. Vol. 2 p. 241—247, 1 pl. — Die Entwicklung von Theileria parva, dem Erreger des Küstenfibers der Rinder in Afrika. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 170—178, 2 Taf. — The Development of Theileria parva, the Cause of East Coast Fever of Cattle in South Africa. 1st Rep. Director Veterinary Research Pretoria p. 223—228, 1 pl.

Gonder, Richard (1911): Untersuchungen über arzneifeste Mikroorganismen. I. Trypanosoma Lewisi. Ceutralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 102—113.

— cf. sub Allgemeines.

Grassi, B. cf. supra Basile, Carlo.

Gross, cf. infra Uhlenhuth.

Hadwen, S. cf. infra Watson, E. A.

Hamerton, A. E. cf. supra Bruce, Dav.

Hartmann, Max (1911): Über die Berechtigung der Flagellatenordnung „Binucleata“ und der Gattung „Prowazekia“. Eine Erwiderung an A. Alexeieff. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 141—144.

Hearsay, H. (1910): Sleeping Sickness. Diary — Part IX. Abstract of the Report. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 13 p. 167—169. [Investigation of East Africa for Glossina and other biting flies.]

Heckenroth, F. cf. supra Aubert, P.

Henson, Graham E. (1912): A Review of the Possible Etiological Factors in Malarial Recurrences; the Significance of such Cases, and their Treatment. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 33—38. [Intracorpuscular conjugation and schizogony.]

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Hindle, Edward (1911): Transmission of Trypanosomes. The Passage of Trypanosoma gambiense through Mucous Membranes and Skin. Parasitology Vol. 4 p. 24—27. — Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911, p. 209—210.

Hopkinson, Emilius (1912): Sleeping Sickness in the Gambia. Journ. trop. Med. Hyg. Vol. 15 p. 113—117.

Horta, Paulo, e Astrogildo Machado (1911): Estudos citolojicos sobre o „Trypanosoma chagasi“ n. sp. encontrado em peixes do genero Plecostomus. — Zytologische Studien über „Trypanosoma chagasi n. sp. aus Fischen des Genus Plecostomus. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 3 p. 336—344, 1 Taf.

Howard, C. Walter cf. infra Rodigres do Amaral Leal, José.

Husnot, R. cf. infra Leger, André.

Hutton, Adam (1912): An imported Indian case of Oriental Sore in West Africa. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 9.

Якимовъ, Вас. Jakimov, W. (1907): Къ вопросу объ измѣненіяхъ крови животныхъ при экспериментальныхъ трипанозомозахъ. Арх. біол. Наукъ T. 13 p. 237—270, 2 pls. — Contributions aux altérations du sang des animaux atteints de trypanosomiases expérimentales. Arch. Sc. biol. St.-Pétersbourg T. 13 p. 243—276, 2 pls.

Jakimov, V. L. cf. infra Yakimoff, W. L.

Якимовъ, В. Л. и Нина Коль. Jakimov, V. L., et Nina Kohl (1906): О продолжительности жизни трипанозомъ въ трупахъ. Арх. біол. Наукъ T. 12 p. 351—358. — De la vitalité des trypanosomes dans les cadavres. Arch. Sc. biol. St.-Pétersbourg T. 12 p. 351—358.

James, H. M. (1911): The aestivo-autumnal parasite, Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 14 p. 193—194.

Jemma, R., und G. Di Cristina (1911): Über die Leishmania-Anämie der Kinder. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 59 p. 109—177, 1 Taf., 11 figg.

Johnston, T. Harvey (1910): On Australian Avian Entozoa. Journ. Proc. R. Soc. N. S. Wales Vol. 44 p. 84—122.

— cf. sub Allgemeines.

— cf. sub Allgemeines, Cleland, J. B.

Johnston, T. H. and J. B. Cleland cf. sub Allgemeines.

Jorge, Ricardo, et Moraes Sarmento (1906): La malaria en Portugal C. R. 15e Congr. intern. Méd. Sect. 14 p. 202—210. [Distribution des Culicides.]

Kelsch (1906): Quelques réflexions sur la pathogémie et la prophylaxie actuelles du paludisme. Bull. Acad. Med. Paris (3) T. 56 p. 206—225. — par A. Laveran. p. 270—282. — par Kelsch. p. 343—357. — par A. L. et Kermorgant. p. 513—523. — par Kelsch. p. 615—621.

Kermorgant cf. supra Kelsch.

Kinghorn, Allan, and R. Eustace Montgomery (1908): The Incidence and Prophylaxis of Human Trypanosomiasis in North Eastern Rhodesia. Ann. trop. Med. Parasit. Vol. 2 p. 77—76, 1 pl.

— — (1908): Reports on the „Sleeping Sickness“ Expedition to the Zambesi for the Years 1907—1908. Ann. trop. Med. Parasit. Vol. 2 p. 53—76.

Kinghorn, Allan, and Warrington Yorke (1912): On the Transmission of Human Trypanosomes by Glossina morsitans Westw.; and on the Occurrence of Human Trypanosomes in Game. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 6 p. 1—23.

Kinghorn, A. cf. infra Uhlenhuth, Gross u. Bickel.

Kleine, F. K., und W. Fischer (1911): Die Rolle der Säugetiere bei der Verbreitung der Schlafkrankheit und Trypanosomenbefunde bei Säugetieren am Tanganyka. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 70 p. 1—23, 1 Taf. [Beiträge zur Biologie von Glossina palpalis: Lebensdauer in Gefangenschaft, Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Sterblichkeit, Verpuppung.]

Kleine, F. K., und M. Taute (1911): Ergänzungen zu unseren Trypanosomenstudien. Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 31 p. 321—376, 5 Taf., 5 figg. — Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911, p. 165—175.

Knuth (1912): Trypanosomenstudien bei deutschen Rindern und Schafen. (Ver. Pflege vergl. Path.) Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 49 p. 323.

Koidzumi, M. (1911): On the “species” of various Frog-Trypanosomes found in Japan. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 454—460, 1 pl. [Belong to a single species, Tr. rotatorium.]

Kohl, Nina cf. infra Jakimov, V. L.

— cf. infra Yakimoff, W. L.

Kopke, Ayres (1908): Maladie du sommeil et autres trypanosomiases. Med. contemp. Lisboa (2) T. 11 p. 225—226.

Korke, Vishnu T. (1911): On the Correlation between Trypanosomes, Leucocytes, Coagulation Time, Haemoglobin and Specific Gravity of Blood. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 127—131.

Kudicke, R. (1911): Beiträge zur Biologie der Trypanosomen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 113—128.

— (1911): Die Wirkung orthochinoider Substanzen auf Rattentrypanosomen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 59 p. 182—185, 2 Taf.

Kühn, Alfred, und W. von Schuckmann (1911): Über den Bau und die Teilungserscheinungen von Trypanosoma brucei (Plimmer u. Bradford). Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Jahrg. 1911 Abh. 11, 21 pp., 1 Taf.

Kühn, Max (1911): Die Trypanoplasmen und deren Verbreitung in einheimischen und ausländischen Schnecken. Schrift. phys. ökon. Ges. Königsberg Jahrg. 52 p. 63—89, 10 figg. [5 nn. spp.]

Kuhn Ph. cf. infra Schuberg, A.

La Cava, Francesco (1911): Sulla presenza di Leishmanie nel liquido cefalorachidiano di un bambino affetto da Kala-Azar. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 1 p. 778—779.

La Cava, Fr. cf. supra Basile, Carlo.

Lafont, A. (1911): Sur la transmission du Leptomonas Dawidi des Euphorbes par un hémiptère, Nysius euphorbiae. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 58—59.

— (1912): Note sur un Trypanosomide du Conorhinus rubrofasciatus et son inoculation au rat et à la souris. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 380—382. [Tr. boylei n. sp.]

Laveran, A. (1911): Identification et essai de classification des trypanosomes des mammifères. Ann. Inst. Pasteur Ann. 25 p. 497—517. [D'après leurs caractères morphologiques et biologique.]

— (1911): Les trypanosomes ont-ils des formes latentes chez leurs hôtes vertébrés? C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 649—652. [Pas de stade d'évolution non flagellé dans vertébrés. Corps latents correspondent à différents stades d'involution.]

— (1911): Au sujet de Trypanosoma rhodesiense (Stephens et Fantham). C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 1112—1116.

— (1912): Infection généralisée de la souris par la Leishmania Donovani. C. R. Acad. Sc. Paris T. 154 p. 559—561.

Laveran, A. cf. supra Kelsch.

Laveran, A. cf. infra Roudsky, D.

Laveran, A., et Nattan Larrier (1912): Au sujet de Trypanosoma rhodesiense (Stephens et Fantham). C. R. Acad. Sc. Paris T. 154 p. 18—21. [Tr. rhodesiense ne peut être identifié ni à Tr. gambiense, ni à Tr. brucei.]

Laveran, A., et D. Roudsky (1912): Résultats obtenus en mélangeant un virus à trypanosomes acentrosomiques avec un virus normal de même espèce. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 313—314.

Lebedeff, W., und A. Tscharnotzky (1911): Ein neuer Parasit im Blute des Iltis, Microsoma mustelae. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 625—631, 1 Taf., 1 fig. [Microsoma mustelae n. g. n. sp.]

Leboeuf, A. (1911): De la préparation de races de Trypanosomes résistantes au sérum de cynocéphales et au sérum humain. Ann. Inst. Pasteur T. 25 p. 882—891.

Leboeuf, A. cf. infra **Mesnil**, F.

Léger, André cf. supra **Chatton, Ed.**

Léger, André, et J. **Ringenbach** (1912): Sur la spécificité de la propriété trypanolytique des sérums des animaux trypanosomés. (Deuxième note.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 267—269.

Leger, M. cf. infra **Mathis**, C.

— cf. infra **Mesnil**, F.

— cf. supra **Chatton**, **Ed.**

Leon, N. (1910): Studii asupra Culicidelor din România. Bucuresti, Carol Göbl S-sor, 8°, 274 pp., 111 figg. [Hematozoarul paludismului si biologia sa.]

Levaditi, C., et C. **Twort** (1911): Considérations biologiques sur la toxo-résistance des trypanosomes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 127—128.

— — (1911): Mécanisme de la création des variétés de trypanosomes toxo-résistantes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 1024—1025.

— — (1911): Mécanisme de la toxo-résistance à la trypanotoxine du Subtilis. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 927—929. [Les flagellés réfractaires ne fixent pas ou ne fixent que très peu la toxine.]

— — (1911): Spécificité des variétés de Trypanosomes toxo-résistantes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 962—964.

Lewis, Joseph and **Herbert U. Williams** (1905): The Results of Attempts to Cultivate Trypanosomes from Frogs. (Soc. exper. Biol. Med.) Med. News Vol. 86 p. 666—667. (Abstr. Science N. S. Vol. 21 p. 581.)

Lichtenheld, Georg (1910): Beobachtungen über Nagana und Glossinen in Deutsch-Ostafrika. Arch. wiss. prakt. Tierheilkde. Bd. 36 Suppl.-Bd. p. 272—282.

Lipschütz, B. cf. sub Allgemeines.

Lortet, [**Louis**] (1910): [Maladie du sommeil.] Mém. Acad. Lyon (3) T. 10 p. 34—35.

Low, George C. (1910): The Transmission in nature of Trypanosoma gambiense. Journ. trop. Med. Hyg. London Vol. 13 p. 209. [Transference of the parasite by different species of Glossina.]

— (1912): Progress in Sleeping Sickness Investigations in Nyasaland and North-eastern Rhodesia. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 26—27.

Lukis, C. P. (1912): Presidential Address delivered at the Second Meeting of the General Malaria Committee, held at Bombay on November 16, 1911. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 30—31. [Protozoon diseases.]

Macdonald, Juan (1904): Etiologia del paludismo en la provincia de Huelva. C. R. 14e Congr. intern. Méd. Path. gén. p. 122—124.

Machado, Astrogildo (1911): Pesquizas citolojicas sobre o Trypanosoma rotatorium **Gruby**. — Zytologische Untersuchungen über Trypanosoma rotatorium **Gruby**. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 3 p. 108—135, 3 Taf.

Mackenzie, C. (1911): Report on the Existence of Sleeping Sickness in the Lado Enclave on taking over the Country from the Belgian Government, June 16, 1910. Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3 1911 p. 89—91. [From Rep. Luangwa Valley in Bull. entom. Research 1911. Glossina spp.]

Mackie, F. P. cf. supra **Bruce, Dav.**

Marcora, Feruccio (1912): Über die Anaphylatoxinbildung in vitro durch Trypanosomen (Nagana). Zeitschr. Immunitätsforsch. exper. Therap. Orig. Bd. 12 p. 595—601.

Martoglio, F. (1911): La peste bovina e le tripanosomiasi nella Somalia italiana. Ann. Igiene sper. N. S. Vol. 21 p. 453—536, 1 tav., 64 figg.

Martoglio, F., V. Stella, e M. Carpano (1911): Contributo alla conoscenza e alla classificazione dei Piroplasmi. Ann. Igiene sper. N. S. Vol. 21 p. 399—452, 2 tav., 2 figg.

Marullaz, M. (1912): Contribution à l'étude de Haemamoeba relicta. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 526—528.

— (1912): Contribution à l'étude des hématozoaires des oiseaux. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 324—326, 13 figg. [H. queleae n. sp.]

Mathis, C. (1911): Cultures de Leishmania infantum et L. tropica, sur milieux au sang chauffés. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 538—539.

Mathis, C., et M. Leger (1911): Plasmodium des macaques du Tonkin. Ann. Inst. Pasteur Ann. 25 p. 593—600, 1 pl.

— — (1911): Trypanosomes de poissons d'eau douce du Tonkin. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 185—187. [2 nn. spp. in Trypanosoma.]

— — (1911): Trypanosomes des crapauds du Tonkin (Première note). C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 956—958. — (Deuxième note), p. 1008—1009. [Tr. à flagelle rudimentaire.] — Trypanosomes des batraciens du Tonkin. Ann. Inst. Pasteur T. 25 p. 671—681, 2 pls. [T. chattoni n. sp.]

Matteuzzi, Ercole cf. infra **Noè, Gius.**

Mendes, Annibal Correia (1907): Subsidio para a prophylaxia da doença do somno em Angola. Distribuição geographica das glossinas no districto de Loanda. Arch. Hyg. Pathol. exot. Lisboa Vol. 1 p. 392—401, 1 est.

Mesnil, F. (1912): Modes de propagation des Trypanosomiases. Les Trypanosomes chez l'hôte invertébré. Bull. Inst. Pasteur Paris T. 10 Rev. Anal. p. 1—17, 49—63, 6 figg.

— cf. supra **Brimont, E.**

Mesnil, F., et A. Leboeuf (1912): Essais d'infection de Singes par des Trypanosomes plus ou moins sensibles à leurs sérums. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 505—507.

Mesnil, F., A. Leboeuf, et J. Ringenbach (1912): De l'action comparée des sérums de Primates sur les infections à Trypanosomes. (Deuxième note.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 55—58.

Mesnil, F., et M. Leger (1912): Sur les affinités des Trypanosoma rhodesiense et **gambiense** (Troisième note). C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 667—670.

Mesnil, F., et J. Ringenbach (1911): Sur les affinités du trypanosome humain de Rhodesia et du T. gambiense. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 271—273. — (Deuxième note.) p. 609—612.

— — (1911): De l'action des sérums de Primates sur le Trypanosome humain de Rhodesia. C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 1097—1098.

— — (1912): Au sujet de la comparison des Trypanosoma gambiense et rhodesiense. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 58. [Epreuve trypanolytique.]

Michailidis, Nik. cf. supra **Aravandinos, Anast.**

Minchin, E. A. (1911): The Relation of Big Game to Sleeping Sickness. Nature London Vol. 88 p. 210.

Minchin, E. A., and J. D. Thomson (1910): The Transmission of Trypanosoma lewisi by the Rat-flea (Ceratophyllus fasciatus). (Preliminary Communication.) Proc. R. Soc. London Vol. 82 B. p. 273—285.



Minchin, E. A., and J. D. Thomson (1911): The transmission of Trypanosoma lewisi by the rat-flea (Ceratophyllus fasciatus). Brit. med. Journ. 1911 Vol. 1 p. 1309—1310.

Mohler, John R. (1911): Dourine of Horses: its Cause and Suppression. U. S. Dept. Agric. Bur. Anim. Industry Bull. 142, 38 pp., 5 pls.

Montgomery, R. E. cf. supra Kinghorn, Allan.

Mustafa cf. infra Risa, Reschad.

Nattan-Larrier cf. supra Laveran, A.

Nauss, Ralph W., and Warrington Yorke (1911): Reducing Action of Trypanosomes on Hæmoglobin. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 199—214.

Noè, Giovanni, ed Ercole Matteuzi (1910): Ricerche sul numero degli Anofeli infetti nell' Agro romano durante il periodo della cura e della profilassi contro la malaria, nell' anno 1909. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 19 Sem. 1 p. 231—238.

Nuttall, George H. F. (1911): On Symptoms following Tick-bites in Man. Parasitology Vol. 4 p. 89—93.

— (1912): Note on Rossiella rossi (Nuttall, 1910) occurring in the Jackal in British East Africa. Parasitology Vol. 5 p. 61—64.

Nuttall, George H. F., and C. Strickland (1912): On the Occurrence of Two Species of Parasites in Equine „Piroplasmosis“ or „Biliary Fever“. Parasitology Vol. 5 p. 65—96, 1 pl., 15 figg. [Nuttalia equi and Piroplasma caballi.]

Ogawa, Masanaga (1911): Notizen über die blutparasitischen Protozoen bei japanischen Vögeln. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 119—126, 1 Taf.

Patton, W. S. (1907): The Development of the Leishman-Donovan Parasite in Cimex rotundus. Second Report. Scient. Mem. Off. med. sanit. Dept. Govt. India No. 31, 25 pp., 2 pls.

Pettit, A. cf. supra Laveran, A.

— cf. infra Roudsky, D.

Photinus, Socrate cf. supra Cardamatis, J. P.

Plehn, A. (1908): The Diagnosis of Latent Malaria. (Brit. med. Ass.) Brit. med. Journ. 1908 Vol. 2 p. 1357—1358.

Poche, Franz (1911): Über die wahre Natur der von Will und Busch in Siphonophoren beobachteten Eingeweidewürmer. Zool. Anz. Bd. 38 p. 369—373. [Cryptobia grobbeni.]

Porter, Annie (1911): The Structure and Life History of Crithidia pulicis, n. sp., Parasitic in the Alimentary Tract of the Human Flea, Pulex irritans. Parasitology Vol. 4 p. 237—254, 1 pl.

— (1911): Some Remarks on the Genera Crithidia, Herpetomonas and Trypanosoma. Parasitology Vol. 4 p. 22—23.

— cf. infra Woodcock, H. M.

Pricolo, Antonio (1911): Nuove osservazioni sul tripanosoma del sorcio. Ann. Igiene sper. N. S. Vol. 21 p. 313—320, 1 tav.

v. Prowazek, S. (1912): Studien zur Lehre vom Geschlechtsdimorphismus der Trypanosomen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 269—283, 2 Taf., 6 figg.

— cf. sub Allgemeines.

Pulvirenti, G. (1910): Sulla cultura della Leishmania. Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (5) Vol. 3 Mem. 18, 4 pp., 1 Taf.

Reinhardt, Ad. (1911): Die endemische Beulenkrankheit oder Orientbeule. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 37 p. 1555—1559, 3 figg.

Richard, G. cf. supra Biot, C.

Ringenbach, J. cf. supra Leger, André.

— cf. supra Mesnil, F.

Risa, Reschad, und Mustafa (1912): Der Erreger der Aleppobeule und seine Kultur. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 126—129, 1 Taf.

Rodhain, J. cf. supra Broden, A.

Rodrigues do Amaral Leal, José, e C. Walter Howard (1910): Algumas considerações sobre as campanhas antimalaricas em Lourenço Marques. Arch. Hyg. Pathol. exot. Lisboa Vol. 3 p. 59—78, 8 est., 4 mapp.

Ross, Edward Halford (1912): The Development of a Leucocytozoon of Guinea-Pigs. Proc. R. Soc. London Vol. 85 B p. 67—72, 1 pl.

Rothermundt, M., und J. Dale (1912): Experimentelle Studien über die Wirkungsweise des Atoxyls in vitro und im Tierkörper. Zeitschr. Immunitätsforsch. exper. Therap. Orig. Bd. 12 p. 565 - 594. [Direkte Wirkung des Atoxyls auf Trypanosomen. Versuche mit Spirochäten.]

Roubaud, E. (1909): Le rôle des glossines dans la transmission des Trypanosomiases. Rev. gén. Sc. T. 20 p. 956—960, 4 figg.

— (1911): Cystotrypanosoma intestinalis n. sp.: Trypanosome vrai à reproduction kystique, de l'intestin des mouches vertes (Lucilies) de l'Afrique tropicale. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 306—308, 1 fig. [C. n. subg.]

— (1911): Sur un type nouveau de Leptomonades intestinales des Muscides, Leptomonas soudanensis n. sp., parasite des Pycnosomes africains. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 570—573, 46 figg.

— (1911): Phénomènes autogamiques chez les Leptomonas et formes affines; valeur sexuelle autogame des formes trypanosomiennes des Leptomonades, et des formes leptomonadiennes des Trypanosomes. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 602—605, 34 figg.

— (1912): Expériences de transmission de flagellés divers chez les muscides africains du genre Pycnosoma. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 508—510.

— (1912): Phénomènes autogamiques et formes trypanosomiennes chez quelques flagellés de Muscides africains. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 552—554, 33 figg.

— (1912): Sur un nouveau flagellé à forme trypanosome des drosophiles d'Afrique, Cercoplasma drosophilae n. sp. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 554—556, 14 figg.

— (1912): Cysto-trypanosoma Grayi (Novy), trypanosome propre de Glossina palpalis. Polymorphisme, affinités; intérêt phylogénétique. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 440—443, 19 figg.

— cf. supra Bouet, G.

Roudsky, D. (1911): Lésions cellulaires produites chez la souris par le Tr. Lewisi Kent renforcé. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 901—903. — A propos de la note de D. Roudsky: Lésions cellulaires produites chez la souris par le Tr. lewisi Kent renforcé, par Auguste Pettit. p. 929—931.

— (1912): Sur l'immunité croisée entre le Trypanosoma Lewisi et le Tr. Duttoni renforcé. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 609—611.

Roudsky, D. cf. supra Laveran, A.

Roudsky, D., et A. Laveran (1912): Sur la réceptivité du Trypanosoma Duttoni Thiroux. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 221—223. [Acclimatation chez le rat.]

Row, R. (1912): Kala-azar. Brit. med. Journ. 1912 Vol. 1 p. 758.

— (1912): Leishmania donovani and Leishmania tropica. Brit. med. Journ. 1912 Vol. 1 p. 717—718. [Cultures, Stages up to flagellation. Post-flagell. stage of L. tr. Great similarity in morphology and physiology outside human body.]

Sant'Anna, José F. (1911): On a Disease in Man following Tick-bites and occurring in Lourenço Marques. Parasitology Vol. 4 p. 87—88.

Sant'Anna, J. Firmino (1912): Rapport d'une mission d'étude en Zambésie. Presenté le 10 décembre 1910. Arch. Hyg. Path. exot. Lisboa Vol. 3 p. 115—213. [Marche de la maladie du sommeil. Distribution des Diptères.]

Sarmento, Adolpho (1906): Prophylaxie de la malaria et de la fièvre jaune à bord des navires en station et en relâche aux colonies. (Prophylaxie de l'impaludisme et de la fièvre jaune à bord des navires.) Arch. Hyg. Pathol. exot. Lisboa Vol. 1 p. 109—128. — C. R. 15e Congr. intern. Méd. Sect. 17 p. 193—210, 316—317.

Sarmento, Moraes cf. supra Jorge, Ricardo.

Schaudinn, Fr. cf. sub Allgemeines.

Schilling, Cl. cf. sub Mikroskopische Technik.

Schuberg, A., und Ph. Kuhn (1911): Über die Übertragung von Krankheiten durch einheimische stechende Insekten. I. Teil. Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 31 p. 377—393. [Trypanosomen und Spirochäten können durch Stomoxys-Stiche übertragen werden.] — Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911, p. 162—164.

von Schuckmann, W. cf. supra Kühn, Alfr.

Seidelin, H. cf. sub Allgemeines.

Sergent, Edmond, et Étienne Sergent (1910): Études épidémiologiques et prophylactiques du paludisme. Septième campagne en Algérie — 1908. Ann. Inst. Pasteur T. 24 p. 55—80, 10 figg.

— (1910): Études épidémiologiques et prophylactiques du paludisme. Huitième campagne en Algérie — 1909. Ann. Inst. Pasteur T. 24 p. 907—920, 3 figg.

van Someren, R. cf. supra Bruce, Dav.

Stannus, Hugh S., and Warrington Yorke (1911): A Case of Human Trypanosomiasis in Nyasaland with a Note on the Pathogenic Agent. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 443—452, 1 pl., 4 figg. [Probably Tr. rhodesiense.]

— (1911): The Pathogenic Agent in a Case of Human Trypanosomiasis in Nyasaland. Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 156—160, 1 pl. [Probably identical with T. rhodesiense.]

Stella, V. cf. supra Martogio, F.

Stolnikoff, W. J. cf. infra Yakimoff, W. L.

Strand, Embrik (1912): Eine neue Protozoengattung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 471. [Dounia n. nom. pro Smithia Franca non Saussure.]

Strickland, C. (1911): Description of a Herpetomonas Parasitic in the Alimentary Tract of the common Greenbottle Fly, Lucilia sp. Parasitology Vol. 4 p. 222—236, 2 pls., 2 figg. [H. luciliae n. sp.]

— (1911): The Mechanism of Transmission of Trypanosoma lewisi from Rat to Rat by the Rat Flea. Brit. med. Journ. 1911 Vol. 1 p. 1049. — Bull. Sleeping Sickness Bur. Vol. 3, 1911 p. 210—211.

Strickland, C. cf. supra Nuttall, G. H. F.

Strickland, C. cf. infra Swellengrebel, N. H.

Sweet, Georgina cf. supra Gilruth, J. A.

Swellengrebel, N. H. (1911): Note on the Morphology of Herpetomonas and Crithidia, with some Remarks on "Physiological Degeneration." Parasitology Vol. 4 p. 109—130, 12 figg. [C. calliphorae n. sp.]

— (1911): Zur Kenntnis des Dimorphismus von Trypanosoma gambiense (var. rhodesiense). Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 193—206, 9 figg.

Swellengrebel, N. H., and C. Strickland (1911): Some Remarks on Dr. Swingle's paper, "the Transmission of Trypanosoma lewisi by Rat Fleas", etc. Parasitology Vol. 4 p. 104—107.

Swingle, Leroy D. (1911): The Relation of Crithidia melophagia to the Sheep's Blood with Remarks upon the Controversy between Dr. Porter and Dr. Woodcock. Trans. Amer. micr. Soc. Vol. 30 p. 275—283.

— (1911): The Relation of the Sheep-tick Flagellate (Crithidia melophagia) to the Sheep's Blood. Bull. Wyoming Exper. Stat. No. 91, 16 pp., 5 figg.

— (1911): The Transmission of Trypanosoma lewisi by Rat Fleas (Ceratophyllus sp. and Pulex sp.), with short Descriptions of Three New Herpetomonads. (Stud. zool. Lab. Univ. Nebraska No. 102). Journ. Infect. Diseases Vol. 8 p. 125—146, 4 pls.

Taute, M. (1911): Experimentelle Studien über die Beziehungen der Glossina morsitans zur Schlafkrankheit. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 69 p. 553—558.

Taute, M. cf. supra Kleine, F. K.

Terry, B. T. (1911): Trypanosomiasis in monkeys (Macacus rhesus) in captivity. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 9 p. 17—18. [Possibly new: Tr. rhesii n. sp.]

Theiler, Arnold (1911): Diseases, Ticks, and their Eradication. Agric. Journ. Union South Africa Vol. 1 p. 491—508, 4 pls.

— (1911): The Treatment of Redwater in Cattle with Trypanblue. Agric. Journ. Union South Africa Vol. 2 p. 562—569.

— (1911): Some Observations concerning the Transmission of East Coast Fever by Ticks. 1st. Rep. Direct. veter. Research Pretoria p. 208—223.

— (1911): Progress Report on the Possibility of Vaccinating Cattle against East Coast Fever. 1st. Rep. Direct. veter. Research Pretoria p. 47—207.

— (1911): Transmission of Amakebe by means of Rhipicephalus appendiculatus, the Brown Tick. 1st. Rep. Direct. veter. Research Pretoria p. 229—231. — Proc. R. Soc. London Vol. 84 B p. 112—115.

— (1912): The Transmission of Gall-Sickness by Ticks. Agric. Journ. Union South Africa Vol. 3 p. 173—181.

Thomson, David (1911): A Research into the Production, Life and Death of Crescents in Malignant Tertian Malaria, in Treated and Untreated Cases, by an Enumerative Method. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 57—81, 2 pls., 10 figg.

Thomson, J. D. cf supra Minchin, E. A.

Thomson, John Gordon (1912): Enumerative Studies on T. brucei in Rats and Guinea-Pigs, and a Comparison with T. rhodesiense and T. gambiense. Ann. trop. Med. Paras. Liverpool Vol. 5 p. 531—536, 4 figg.

Todd, John L. (1908): The Prevention of Sleeping Sickness. Brit. med. Journ. 1908 Vol. 2 p. 1061—1063.

Todd, John L., and S. B. Wolbach (1911): The Diagnosis and Distribution of Human Trypanosomiasis in the Colony and Protectorate of the Gambia. First Report of the Expedition of the Liverpool School of Tropical Medicine to the Gambia, 1911. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 245—286, 1 map.

Tomaselli, A. (1910): Morfologia delle Leishmanie nel succo splenico di bambini affetti da Leishmaniosi. Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (5) Vol. 3 Mem. 19, 3 pp., 1 tav.

Trouessart, E. (1911): La mouche Tsétsé et le gros gibier africain. Nature Paris Ann. 39 Sem. 1 p. 298—301, 2 figg.

Tscharnotzky, A. cf. supra Lebedeff, W.

Twort, C. cf. supra Levaditi, C.

Uhlenhuth, Gross und Bickel (1907): Untersuchungen über die Wirkung des Atoxyls auf Trypanosomen und Spirochäten. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 33 p. 129—132. — Über die Wirkung des Atoxyls bei afrikanischen Rückfallfieber von A. Breinl und A. Kinghorn. p. 299.

Vianna, Gaspar (1911): Contribuição para o estudo da anatomia patolojica da "Molestia de Carlos Chagas" (Esquizotripanoze humana ou tireoidite parazitaria). — Beitrag zum Studium der pathologischen Anatomie der Krankheit von Carlos Chagas (Schizotrypanose des Menschen oder parasitäre Thyreoiditis). Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 3 p. 276—294, 3 Taf.

Visentini, A. cf. supra Basile, Carlo.

de Vogel, W. T. (1910): Myzomia rossii und Malaria. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 65 p. 228—236.

— (1910): Myzomyia rossii as a malaria-carrier. Philippine Journ. Sc. B Vol. 5 p. 277—283, Disc. 344—345.

Volpino, G. (1911): Experimentelle Infektion mit „Leishmania infantum“ in der Hornhaut des Kaninchens. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 60 p. 91—92.

Waldert, Albert (1904): A Preliminary Investigation of the Theory of the Inoculation of Malarial Fever through the Agency of Mosquitoes. C. R. 14e Congr. intern. Méd. Hyg. p. 76—90.

Watson, E. A., and S. Hadwen (1912): Trypanosomes found in Canadian Mammals. Parasitology Vol. 5 p. 21—26, 2 pls. [6 nn. spp.]

Wenyon, C. M. (1911): Leishmania and Mosquitoes. Lancet Vol. 181 p. 1362—1363.

— (1912): Oriental Sore. Journ. trop. Med. Vol. 15 p. 29.

— cf. sub Allgemeines.

Whitmore, Eugene R. (1911): Prowazekia asiatica. (Syn.: Bodo asiaticus Castellani und Chalmers.) Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 370—378, 1 Taf., 1 fig.

Williams, Edg. cf. supra Bevan, Llew.

Williams, H. U. cf. supra Lewis, Jos.

Wilson, Louis B., and William M. Chowning (1904): Studies in Pyroplasmosis hominis. ("Spotted Fever" or "Tick Fever" of the Rocky Mountains.) Journ. infect. Diseases Vol. 1 p. 31—57, 2 charts, 2 pls., 1 fig.

Wolbach, S. B. cf. supra Todd, John L.

Woodcock, H. M. (1911): A Reply to Miss Porter's Note entitled „Some Remarks on the Genera Crithidia, Herpetomonas and Trypanosoma". Parasitology Vol. 4 p. 150—153. — Further Remarks on the Genera Crithidia, Herpetomonas and Trypanosoma, and Dr. Woodcock's views thereon, by Annie Porter. p. 154—163.

— (1911): On an Unusual Condition observed in Halteridium. Zool. Anz. Bd. 38 p. 465—471, 22 figg.

Wrublewski, K. (1912): Die Blutparasiten des Maulwurfes. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 140—143, 1 Taf. [Trypanosomen und plättchenförmige Parasiten.]

Wyckoff, J. T. (1905): Is the Mosquito the Only Etiological Factor in Malaria? (Med. Soc. N. Jersey) Med. Rec. N. Y. Vol. 68 p. 77.

Yakimoff, W. L. (1911): Über die russische Hundepiroplasmose und ihre experimentell-therapeutische Beeinflussung. Zeitschr. Immunitätforsch. exper. Therap. Orig. Bd. 11 p. 696—706.

— cf. supra Jakimov, V. L.

Yakimoff, W. L., W. J. Stolnikoff, et Nina Kohl-Yakimoff (1911): Contribution à l'étude de l'Achromaticus vesperuginis (Dionisi). Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 60—75, 3 pls. [Le vrai Piroplasma.]

— — — (1912): Un hémoparasite nouveau des chauves-souris. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 283—287, 1 pl. [Pl. achromaticum n. sp.]

Yorke, Warrington cf. supra Kinghorn, Allan.

— cf. supra Nauss, R. W.

— cf. supra Stannus, H. S.

Yorke, Warrington, and B. Blacklock (1911): The Trypanosomes found in Two Horses Naturally Infected in the Gambia. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 413—434, 1 pl. [Tr. dimorphon and vivax.]

Zwick und Fischer (1910): Untersuchungen über die Beschälseuche. Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 37 p. 1—103, 1 Taf., 60 figg.

II. Subcl.: *Dinoflagellata.*

I. Ordo: *Peridinea.*

Bachmann, Hans (1911): Das Phytoplankton des Süßwassers, mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstättersees. Mitt. nat. Ges. Luzern Heft 6, 213 pp., 15 Taf., 163 figg.

— cf. sub Allgemeines.

Caullery, M. (1912): Sur un parasite de Calanus helgolandicus Claus, appartenant probablement aux Péridiniens (Ellobiopsis chattoni n. g. n. sp.). Verh. 8. intern. Zool. Congr. Graz p. 440—441, Disc. p. 441—442.

Coutière, H. cf. sub Diverse.

Guyer, O. cf. sub Allgemeines.

Hensen, V. cf. sub Allgemeines.

Herdman, W. A. (1911): Dinoflagellates and Diatoms on the Beach. Nature London Vol. 86 p. 554.

Herdman, W. A. (1911): On the Occurrence of Amphidinium operculatum, Clap. & Lach., in vast Quantity, at Port Erin (Isle of Man). Journ. Linn. Soc. London Zool. Vol. 32 p. 71—75, 1 pl.

Jørgensen, E. (1911): Résumé des observations sur le plankton des mers explorées par le conseil pendant les années 1902—1908. Peridiniales: Ceratium. Cons. perman. intern. Explor. Mer Bull. trim. Rés. Crois. périod. p. 205—250, 12 pls.

Kofoid, Charles Atwood (1907): Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross" from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L. M. Garrett, U. S. N., commanding. IX. New Species of Dinoflagellates. Bull. Mus. comp. Zool. Vol. 50 p. 163—207, 17 pls., 1 chart. [32 nn. spp. in: Prorocentrum, Pyrocystis 2 (1 n. form.), Pouchetia, Ptychodiscus, Steiniella, Protoceratium, Ceratium 8, Peridinium 6, Heterodinium 13 (1 n. form.), Centrodinium (n. g. pro Steiniella complanata) 2, Podolampas, Oxytoxum 7, Murrayella n. g. 3, Acanthodinium n. g. 2, Phalacroma 4, Dinophysis, Amphisolenia 15, Triposolenia 3, Histioneis 8, Omithocercus 3, Amphilothus.]

— (1909): Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross", from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L. M. Garrett, U. S. N., commanding. XX. Mutations in Ceratium. Bull. Mus. comp. Zool. Vol. 52 p. 213—257, 4 pls., figg. [Tripoceratium, Macroceratium nn. subgg.]

— (1911): Dinoflagellata of the San Diego Region. V. On Spiraulax, a New Genus of the Peridinida. Univ. California Publ. Zool. Vol. 8 p. 295—300, 1 pl. [n. g. pro Gonyaulax jollifei.]

— (1911): On the Skeletal Morphology of Gonyaulax catenata (Levander). Univ. California Publ. Zool. Vol. 8 p. 287—294, 1 pl.

— (1911): Dinoflagellata of the San Diego Region, IV. The genus Gonyaulax, with Notes on its Skeletal Morphology and a Discussion of its Generic and Specific Characters. Univ. California Publ. Zool. Vol. 8 p. 187—269, 9 pls., 5 figg. [4 nn. spp. in: Gonyaulax. Gonyaulax, Fusigonyaulax, Steiniella, Acanthogonyaulax nn. subgg.]

Kofoid, Charles Atwood, and E. Josephine Rigden (1912): Reports on the scientific results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross", from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L. M. Garrett, U. S. N., Commanding. XXIV. A peculiar form of Schizogony in Gonyaulax. Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge Vol. 54 p. 333—348, 2 pls., 2 figg. [G. series n. sp.]

Mangin, L. (1911): Sur l'existence d'individus dextres et senestres chez certains Péridiniens. C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 27—32, 2 figg.

— (1911): Sur le Peridiniopsis asymetrica et le Peridinium Paulseni. C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 644—649, 2 figg. [nn. spp.]

Mennier, Alph. cf. sub Allgemeines.

Ostenfeld, C. H. (1909): Notes on the Phytoplankton of Victoria Nyanza, East Africa. Bull. Mus. comp. Zool. Vol. 52 p. 171—181, 2 pls.

Rigden, E. Josephine cf. supra Kofoid, C. A.

Schiller, Josef (1911): Untersuchung des Phytoplanktons des Adriatischen Meeres. Anz. Akad. Wiss. Wien Bd. 48 p. 137.

Schröder, Bruno (1911): Adriatisches Phytoplankton. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Bd. 120 Abt. 1 p. 601—657, 16 figg. [2 nn. spp. in Ceratium.]

Wołoszyńska, Jadwiga (1911): Über die Variabilität des Phytoplanktons der polnischen Teiche. 1. Bull. Acad. Sc. Cracovie Cl. Sc. math.-nat. Sér. B p. 290—314, 8 figg.

II. Ordo: *Cystoflagellata.*

Goggia, P. (1910): Phénomènes lumineux dans la série animale. Cosmos Paris N. S. T. 63 p. 270—274, 299—303, 5 figg.

Kofoid, Charles Atwood (1905): Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific, in Charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish Commission Steamer "Albatross" from October, 1904, to March, 1905, Lieut. Commander L. M. Garrett, U. S. N., Commanding. III. Craspedotella, a New Genus of the Cystoflagellata, an Example of Convergence. Bull. Mus. comp. Zool. Vol. 46 p. 163—165, 1 pl. [pileolus n. sp.]

McDermott, F. Alex. (1911): Some considerations concerning the photogenic function in marine organisms. Amer. Natural. Vol. 45 p. 118—122.

IV. Cl.: *Telosporidia.*

I. Ordn.: *Gregarinida.*

Apstein, C. cf. sub Allgemeines.

Cockerell, T. D. A. cf. sub Allgemeines.

Cognetti de Martiis, Luigi (1911): Contributo alla conoscenza delle Monocistidee e dei loro fenomeni riproduttivi. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 205—246, 2 tav. [3 nn. spp. in Rhynchocystis, Monocystis 2.]

— (1911): Descrizione d'una nuova Gregarina Policistidea parassita d'un Oligochete. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 247—252, 1 tav. [T. légeri n. sp.]

Duboscq, O. cf. infra **Léger, L.**

Ellis, Max M. (1912): A New Species of Polycystid Gregarine from the United States. Zool. Anz. Bd. 39 p. 25—27, 2 figg. [Stylocephala giganteus. Stylocephalidae n. fam.]

Flu, P. C. cf. sub Allgemeines.

Galtzoff, P (1911): Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung der Cysten von Geneiorhynchus mounieri A. Schn. Zool. Anz. Bd. 38 p. 561—568, 17 figg.

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Ishii, Shigemi (1911): On the Intracellular Stage of Gregarina polymorpha. Annot. zool. japon. Vol. 7 p. 279—284, 1 fig.

Léger, L., et O. Duboscq (1911): Deux nouvelles espèces de Grégarines appartenant au genre Porospora. Ann. Univ. Grenoble T. 23 p. 401—404.

Mercier, L. (1912): Cephaloidophora Cuenoti n. sp., Grégarine parasite du tube digestif de la Caridine. (Réun. biol. Nancy.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 51—53.



Mercier, L. (1912): **Cephaloidophora talitri n. sp., Grégarine parasite du Talitre.** (Réun.biol. Nancy.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 38—39, 1 fig.
— (1912): **Nécessité de retirer la grégarine de la caridine** (Cephaloidophora cuenoti Mercier) **du genre Cephaloidophora.** Arch. Zool. expér. (5) T. 9 N. et R. p. XLI—XLVI. [Uradiophora n. g. pro C. c.]
Merton, H. (1911): **Eine neue Gregarine (Nina indica n. sp.) aus dem Darm von Scolopendra subspinipes Leach.** Abh. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt a. M. Bd. 34 p. 117–126, 1 Taf.
Mulsow, Karl (1911): **Über Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis rostrata n. sp.** Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 20—55, 4 Taf., 8 figg.
Reinecke, Georg (1910): **Beiträge zur Kenntnis von Polyxenus.** Jena. Zeitschr. Nat. Bd. 46 p. 845—894, 5 Taf., 21 figg. [Parasitierende Gregarinen.]
Siedlecki, M. (1911): **Veränderungen der Kernplasmarelation während des Wachstums intrazellulärer Parasiten.** Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie 1911 Cl. Sc. math. nat. B p. 509—528, 1 Taf., 1 fig.
Sokolow, B. (1911): **Liste des Grégarines décrites depuis 1899.** Zool. Anz. Bd. 38 p. 277—295, 304—314.
Соколовъ, Б. Ф., Sokolov, B. (1911): Къ вопросу о движенiи грегаринъ. Труды Спб. Общ. Естеств. T. 42 Вып. 1 Прот. Засѣд. p. 250—253. **Zur Frage über die Bewegung der Gregarinen.** Trav. Soc. Nat. St.-Pétersbourg T. 42 Livr. 1 C. R. p. 271.
Strickland, C. (1912): **Gregarines in Rat-fleas.** Proc. Cambridge philos. Soc. Vol. 16 p. 460—461. [Agrippinidae n. fam. Agrippina n. g. bona n. sp.]
Wellmer, Leo (1911): Sporozoen ostpreußischer Arthropoden. Schrift. phys. ökon. Ges. Königsberg Jahrg. 52 p. 103—164, 1 Taf., 11 figg. [8 nn. spp. in: Gregarina 4, Gigaductus, Actinocephalus 3.]
Wenyon, C. M. cf. sub Allgemeines.

II. Ordn.: *Coccidiida.*

Alexeieff, A. cf. sub Allgemeines.
Balfour, Andrew (1906): A Haemogregarine of Mammals, H. balfouri (Laveran). 2 nd. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 97—110, 2 pls., 12 figg.
— (1906): A Leucocytozöon of Mammals. 2 nd. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 110—111. [L. muris n. sp.]
— (1908): Haemogregarine of the Jerboa. Haemogregarina jaculi (Balfour). 3 d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 35—36, 1 pl. [= H. balfouri (Laveran). Crithridia pulicis in hindgut of Loemopsylla cleopatrae.]
— (1908): Haemogregarine of Rhamphiopsis rubropunctatus. Haemogregarina vaughani, n. sp. 3 d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 36.
de Beaurepaire Aragão, Henrique (1911): Observações sobre algumas hemogregarinas das aves. Beobachtungen über Hämogregarinen von Vögeln. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 3 p. 54—64, 2 Taf. [7 nn. spp.]
Brown, W. C. cf. sub Allgemeines.
Chatton, Edouard (1912): Sur un Coccidium de deux Cerastes, et sur une Adeleidée trouvée dans l'intestin de Scincus officinalis. Bull. Soc. zool. France T. 37 p. 8—10, 3 figg. [C. cerastis n. sp.]
Crawley, Howard cf. sub Allgemeines.

Dakin, W. J. (1911): Notes on a new Coccidian (Merocystis kathae, n. gen. et sp.) occurring in the Renal Organ of the Whelk. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 145—153, 14 figg. — Note on a Sporozoan (Merocystis kathae, n. gen. et sp.) occurring in the Renal Organ of the Whelk. 19th Rep. Lancashire Sea-Fish. Lab. 1911 p. 51—52. — Trans. Liverpool biol. Soc. Vol. 25 p. 123—124.

Debaisieux, Paul (1911): Recherches sur les Coccidies. I. Klossia helicina A. Schneider. Cellule T. 27 p. 87—111, 1 pl.

Duboscq, O. cf. infra Léger, L.

Fantham, H. B. (1911): Coccidia and Coccidiosis in Birds. Rep. 80th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 632—633.

Faroy, cf. infra Le Play.

Fiebiger (1912): Über Kokzidien in der Schwimmblase der Dorsche. (Ges. Ärzte Wien.) Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 25 p. 328—329.

Hadley, Philip B. (1911): Eimeria avium: A morphological study. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 7—50, 2 pls.

Hesse, Ed. (1911): Protozoaires nouveaux parasites des animaux d'eau douce. Ann. Univ. Grenoble T. 23 p. 393—399, 7 figg. [Adelina n. g. octospora n. sp.]

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Hollande, A. Ch. cf. infra Léger, C.

Johnston, T. Harvey cf. sub Allgemeines.

Laveran, A., et Nattan-Larrier (1912): Sur une hémogrégarine de Testudo emys. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 134—136, 10 figg. [H. testudinis n. sp.]

— — (1912): Sur une hémogrégarine de Iguana tuberculata. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 104—107, 10 figg. [H. iguanae n. sp.]

Leger, André, et P. Husnot (1912): Sur les formes endoleucocytaires de Haemogregarina agamae Laveran et Pettit. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 12—13.

Léger, Louis (1911): Caryospora simplex, Coccidie monosporée et la classification des Coccidies. Arch. Protistenkde. Bd. 22 p. 71—86, 21 figg.

Léger, L., et O. Duboscq (1910): Sur la signification des „Rhabdospora" prétendus sporozoaires parasites des poissons. Ann. Univ. Grenoble T. 22 p. 173—176. [Un élément normal des tissus.]

Léger, L., et A. Ch. Hollande (1912): La reproduction sexuée chez les coccidies monosporées du genre Pfeifferinella. Arch. Zool. expér. (5) T. 9 Notes et Rev. p. I—VIII, 7 figg.

Le Play, et Faroy (1911): Coccidiose hépatique. Bull. Mém. Soc. anat. Paris (6) T. 13 p. 372—373.

Marullaz, M. (1912): Contribution à l'étude de l'hémogrégarine de Boa constrictor (Linné). C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 102—104. [H. terzii.]

Moroff, Theodor (1911): Untersuchungen über Coccidien. II. Klossia vitrina Mor. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 51—70, 30 figg. [n. sp.]

Nöller, Wilhelm (1912): Über eine neue Schizogonie von Lankesterella minima Chaussat. (= Lankesterella ranarum Lank.). Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 201—208, 1 Taf.

Panzer, Theodor (1911): Beitrag zur Biochemie der Protozoen. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 73 p. 109—127. [Chemische Zusammensetzung einer Coccidienkolonie.]

Sangiorgi, Giuseppe (1911): Beitrag zum Studium eines Coccidiums (Klossiella muris). Kritische und experimentelle Studie. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 60 p. 523—526. [Schizogonie in Nierenröhrchen, Sporogonie in Außenwelt.]

Schaudinn, Fr. cf. sub Allgemeines.

Schein, H. (1911): Sur une hémogrégarine de grenouille à capsule singulière. C. R. Soc. Biol. Paris T. 70 p. 1000—1002, 16 figg.

Wellmer, Leo cf. sub Gregarinidae.

V. Cl.: *Trichonymphida.*

Bugnion, E. (1911): L'imago du Coptotermes flavus. Larves portant des rudiments d'ailes prothoraciques. Mém. Soc. zool. France T. 24 p. 97—106, 2 pls., 2 figg.

Bugnion, E., et N. Popoff (1910): Les Calotermes de Ceylan. Mém. Soc. zool. France T. 23 p. 124—141, 2 pls., 3 figg. [Infusoires parasites.]

— — (1910): Le termite à latex de Ceylan. Coptotermes travians Haviland. Avec un appendice comprenant la description des Coptotermes gestroi Wasm. et flavus nov. sp. Mém. Soc. zool. France T. 23 p. 107—123, 2 pls., 1 fig. [Infusoires parasites.]

Buscalioni, Luigi, e Salvatore Comes (1910): La digestione delle membrane vegetali per opera dei Flagellati contenuti nell' intestino dei Termitidi e il problema della simbiosi. Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania (5) Vol. 3 Mem. 17, 16 pp., 5 figg.

Comes, Salvatore (1912): Riproduzione e morfologia di Dinenympha gracilis Leidy flagellato ospite dell' intestino dei Termitidi. Arch. Protistenkde. Bd. 25 p. 275—294, 1 tav., 6 figg.

Grassi, B. (1911): Intorno ai Protozoi dei Termitidi. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 20 Sem. 1 p. 725—741. [Posizione sistematica, classificazione, ricerche morfologiche, ciclo evolutivo. Protozoi ospiti necessarii per i loro osti (digestione del celluloso)? 3 nn. spp. in: Mesojoenia n. g., Trichonympha, Microrhopalodina n. g. Holomastigotoides n. g. Lophomonadidae n. fam. Eulophomonas n. g. pro Lophomonas calotermitis. Pseudotrichonympha n. nom. pro Trichonympha Hartmann non Leidy non Grassi, Spirotrichonympha pro Pirsonympha Grassi non Leidy.]

Janicki, C. (1911): Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. Biol. Centralbl. Bd. 31 p. 321—330, 8 figg. [Parajoenia grassii n. g., n. sp., Stephanonympha silvestrii n. g., n. sp.]

Popoff, N. cf. supra Bugnion, E.

VI. Cl.: *Infusoria.*

I. Subcl.: *Ciliata*

(incl. Opalinidae).

Alexeieff, A. cf. sub Allgemeines.

André, Emile (1911): Mesnilella cepedei n. sp. Infusoire parasite des Oligochètes. Rev. suisse Zool. Vol. 19 p. 267—270, 1 fig.

— (1911): Synonymie du Rhabdostyle des Amphiures. Zool. Anz. Bd. 38 p. 589.



Anigstein, Ludwig (1911): Über zwei neue marine Ciliaten. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 127—141, 1 Taf. [2 nn. spp. in: Blepharisma, Coelosoma n. g.]

Apstein, C. cf. sub Allgemeines.

Arnold, I. cf. sub Allgemeines.

Bachmann, H. cf. sub Allgemeines.

Baitsell, George Alfred (1911): Conjugation of closely related individuals of Stylonychia. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 8 p. 122—123.

— cf. infra Woodruff, L. L.

Bentley, Madison cf. infra Day, Lucy M.

Bokorny, Th. cf. sub Allgemeines.

Bowman, Fred. B. (1911): A Case of Dysentery Caused by Balantidium coli with Coincident Filarial Infarction of the Spleen. Philippine Journ. Sc. Vol. 6 B p. 147—153, 2 pls.

v. Buddenbrock cf. infra Hamburger, Cl.

Burres, Opal cf. infra Peters, Amos W.

Calkins, Gary N. (1905): Rejuvenescence in Protozoa. (Soc. exper. Biol. Med.) Med. News Vol. 87 p. 87—88. (Abstr. Science N. S. Vol. 21 p. 742). [As effect of conjugation.]

Calkins, Gary N. (1911): Effects Produced by Cutting Paramaecium Cells. Biol. Bull. Vol. 21 p. 36—72, 3 pls., 1 fig. [Presence of division zone. Monsters with numerous mouths. Independence of division and regeneration.]

Cepède, C., et V. Willem (1912): Observations sur Trichodinopsis paradoxa. Bull. scient. France Belgique (7) T. 45 p. 239—248, 1 pl. [Locomotion, appareil adhésif, pseudo-cils, cytopharynx, nutrition, corps péripharyngien, Division.]

Chagas, Carlos (1911): Sobre as variações ciclicas do cariozoma em duas especies de ciliados parazitos. Contribuição para o estudo do nucleo nos infuzorios. — Über die zyklischen Variationen des Caryosoms bei zwei Arten parasitischer Ciliaten. Beitrag zum Studium des Infusorienkernes. Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de Janeiro T. 3 p. 136—144, 2 Taf.

Chatton, Edouard (1911): Ciliés parasites des cestes et des pyrosomes: Perikaryon cesticola n. g. n. sp., et Conchophrys davidoffi n. g. n. sp. Arch. Zool. expér. (5) T. 8 Notes et Rev. p. VIII—XX, 6 figg.

— cf. sub Allgemeines.

Cleland, J. B., and T. H. Johnston cf. sub Allgemeines.

Cockerell, T. D. A. cf. sub Allgemeines.

Collin, B. (1911): Notes complémentaires sur la conjugaison des infusoires astomes I. Anoplophrya Brasili Léger et Duboscq. Arch. Zool. expér. (5) T. 8 Notes et Rev. p. XX—XXVIII, 1 fig.

Comandon cf. sub Allgemeines.

Corner, George W. (1911): Disintegration in an Infusorian. Johns Hopkins Univ. Circ. 1911 No. 2 p. 55—58, 4 figg.

Daday, Jenő (1911): Két antarctikus ázalékállatka. Állatt. Közlem. Köt. 10 p. 97—99, 2 figg. — Deux Infusoires nouveaux de la region antarctique. p. 114—115. [2 nn. spp. in: Cothurniopsis.]

Dangeard, P. A. (1911): Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 1032—1035, 5 figg.

— (1911): Sur la fécondation des Infusoires ciliés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 1703—1705. [Existence d'une fécondation solidement établie.]

Day, Lucy M., and Madison Bentley (1911): A Note on Learning in Paramecium. Journ. anim. Behav. Vol. 1 p. 67—73.

Dehorne, A. (1911): La permutation nucléaire dans la conjugaison de Colpidium colpoda. C. R. Acad. Sc. Paris T. 152 p. 1354—1357, 9 figg.

Derjugin, K. M. cf. sub Allgemeines.

Donnasson, J., et E. Fauré-Fremiet (1911): Sur le pigment de Fabrea salina (Henneguy). C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 515—517.

Enriques, Paolo (1910): Ricerche biologiche sugli Infusorî dei dintorni di Bologna. Rend. Accad. Sc. Bologna N. S. Vol. 14 p. 144—149.

Fauré-Fremiet, E. (1911): La structure intime de Fabrea salina (Henneguy). C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 419—420.

— (1911): Production expérimentale de „trichites" chez le Didinium. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 146—147. [Nature des trichites; leur production par sulfate de magnésie.]

— (1911): Action du sulfate de magnésie en solution concentrée sur quelques protoplasmas. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 316—317. [Détermine précipitation partielle des albuminoides du cytoplasma.]

— (1912): Sur le mode de division du Strombidium sulcatum Cl. u. Lach. Bull. Soc. zool. France T. 36 p. 207—208.

— (1912): Sur le protoplasma de l'Epiclintes ambiguus O. F. Müller. Bull. Soc. zool. France T. 36 p. 214.

— cf. sub Allgemeines.

— cf. supra Donnasson, J.

Fine, Morris S. cf. sub Allgemeines.

Goodey, T. cf. sub Allgemeines.

Guyer, O. cf. sub Allgemeines.

Hamburger, Cl. und v. Buddenbrock (1911): Nordische Ciliata mit Ausschluß der Tintinnoidea. Nordisches Plankton Lief. 15 Nr. 13, 152 pp., 185 figg.

Harper, E. H. (1911): The Geotropism of Paramoecium. Journ. Morphol. Vol. 22 p. 993—1000, 5 figg.

Henri, Victor, et (Mme.) Henri (1912): Action photodynamique du sélénium colloidal. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 326—328. [Action sur les infusoires.]

Hensen, V. cf. sub Allgemeines.

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Jacobs, Merkel H. (1911): Physiological Studies on the Protozoan Parasites of Diadema setosum. 10th Yearbook Carnegie Inst. Washington p. 131—133.

Jennings, H. S. (1911): Assortative mating, variability and inheritance of size, in the conjugation of Paramecium. Journ. exper. Zool. Vol. 11 p. 1—134, 16 figg.

— (1911): Pure Lines in the Study of Genetics in Lower Organisms. Amer. Natural. Vol. 45 p. 79—89.

Johnston, T. H. cf. sub Allgemeines, Cleland, J. B.

Koltzoff, N. K. (1911): Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellinenstiels. Arch. Zellforsch. Bd. 7 p. 344—423, 12 figg.

Lauterborn, R. cf. sub Allgemeines.

Linko, A. K. cf. sub Allgemeines.

Madrid Moreno, J. cf. sub Allgemeines.

Martini cf. sub Allgemeines.

Mast, S. O. (1911): Habits and Reactions of the Ciliate, Lacrymaria. (Amer. Soc. Zool. east. Branch.) Science N. S. Vol. 33 p. 390.

— (1911): Habits and Reactions of the Ciliate, Lacrymaria. Journ. anim. Behav. Vol. 1 p. 229—243, 8 figg.

Métalnikow, S. (1912): Contributions à l'étude de la digestion intracellulaire chez les protozoaires. Arch. Zool. expér. (5) T. 9 p. 373—499, 2 pls., 3 figg.

Meunier, **Alph.** cf. sub Allgemeines.

Nägler, **Kurt** (1911): Caryosom und Centriol beim Teilungsvorgang von Chilodon uncinatus. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 142—148, 1 Taf.

Nirenstein, **Edmund** (1909): Über Fettverdauung und Fettspeicherung bei Infusorien. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 10 p. 137—149, 1 Taf.

Oettli, **Max** (1910): Kleine Schulversuche. Die Thermotaxis der Paramaecien. Monatsh. nat. Unterr. Bd. 3 p. 508, 1 fig.

Padovani, **Corrado** cf. sub Allgemeines.

Pearl, **Raymond** (1907): Completion of investigations by statistical methods on variation and correlation. 5th Yearbook Carnegie Inst. Washington p. 247—249.

Peters, **Amos** W., and **Opal Burres** (1909): Studies on Enzymes. II. The Diastatic Enzyme of Paramaecium in Relation to the Killing Concentration of Copper Sulphate. Journ. biol. Chem. Vol. 6 p. 65—73.

Печенко, Б. Ф., Petschenko, B. (1910): Волокнисто-кристаллоидныя структуры въ тѣлѣ парамецій. Раб. зоот. Лаб. Варшавск. Унив. Вып. 38, 52 pp., 2 Табл. Trav. Lab. zoot. Univ. Varsovie Fasc. 38, 52 pp., 2 pls. [Formations fibro-crystalloides dans le corps de la Paramécie.]

Raff, J. W. cf. sub Allgemeines.

Reukauf, E. cf. sub Allgemeines.

Richters, F. (1911): Fauna der Moosrassen der Aru- und Kei-Inseln. Abh. Senckenberg nat. Ges. Bd. 33 p. 373—380, 4 figg. [Macrobiotus mertoni n. sp.]

Ruediger, E. H. cf. sub Allgemeines.

Samsonow, N. A. cf. sub Allgemeines.

Schaudinn, **Fr.** cf. sub Allgemeines.

Schodduyn, **René** cf. sub Allgemeines.

Schütze, C. cf. sub Allgemeines.

Skorikov, A. S. cf. sub Allgemeines.

Stiasny, **Gust.** cf. sub Allgemeines.

Stokvis, C. S., and N. H. **Swellengrebel** (1911): Purification of water by infusoria. Journ. Hygiene Vol. 11 p. 481—486. [Bactericidal powers.]

Strasburger (1911): Demonstration eines Kranken mit Balantidium coli. Sitz.-Ber. nat. Ver. preuß. Rheinl. u. Westfalen 1910 B p. 34—36.

Swellengrebel, N. H. cf. supra **Stokvis**, C. S.

Thesing, C. cf. sub Allgemeines.

Willem, V. cf. supra **Cepède**, C.

Wolff, **Max** cf. sub Allgemeines.

Woodruff, **Lorande Loss** (1911): The Effect of Excretion Products of Paramaecium on its rate of reproduction. Journ. exper. Zool. Vol. 10 p. 557—581, 11 figg. [Effect of different volumes of culture medium, of changing it daily, of c. m., in which many P. have been living.]

Woodruff, Lorande Loss (1911): Paramaecium aurelia and Paramaecium caudatum. Journ. Morphol. Vol. 22 p. 223—237, 1 fig. [Breed true, therefore distinct species.]

— (1911): Evidence on the Adaptation of Paramaecia to Different Environments. Biol. Bull. Woods Hole Vol. 21 p. 60—65. [Under suitable conditions, unlimited power of reproduction without conjugation or artificial stimulation.]

— (1911): The effect of culture medium contaminated with the excretion products of Paramaecium on its rate of reproduction. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 8 p. 100. [Toxic action.]

— cf. sub Allgemeines.

Woodruff, Lorande Loss, and George Alfred Baitsell (1911): Beef extract as a "constant" culture medium for Paramaecium aurelia. Proc. Soc. exper. Biol. Med. N. Y. Vol. 8 p. 121—122.

— — (1911): The Reproduction of Paramaecium aurelia in a 'Constant' Culture Medium of Beef Extract. Journ. exper. Zool. Vol. 11 p. 135—142, 2 figg.

— — (1911): Rhythmus in the reproductive activity of Infusoria. Journ. exper. Zool. Vol. 11 p. 339—359, 13 figg. [Not eliminated by constant environmental conditions.]

— — (1911): The Temperature Coefficient of the Rate of Reproduction of Paramaecium aurelia. Amer. Journ. Physiol. Vol. 29 p. 147—155, 2 figg. [Optimum temperature 24°—28.5°. Temp. coeff. of average rate of reproduction 2.70.]

Zacharias, O. cf. sub Allgemeines.

II. Subcl.: ***Suctoria.***

Hickson, S. J. cf. sub Allgemeines.

Collin, Bernard (1911): Étude monographique sur les acinétiens. I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes. Arch. Zool. expér. (5) T. 8 p. 421—497, 2 pls., 29 figg.

Meunier, Alph. cf. sub. Allgemeines.

Schodduyn, René cf. sub Allgemeines.

Schröder, Olaw (1911): Eine neue marine Suctorie (Tokophrya steueri nov. spec.) aus der Adria. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Bd. 120 Abt. 1 p. 757—763, 1 Taf.

— (1911): Eine neue Suctorie (Tokophrya steueri nov. spec.) aus der Adria. Anz. Akad. Wiss. Wien Bd. 48 p. 323—324.

Anhang.

I. *Spirochaeten.*

(Fraglich, ob zu den Flagellaten oder Bakterien gehörig. Hierbei die Literatur über die Spirochäten bei Recurrens, Tick-Fever, Angina Vincenti, Syphilis usw.)

Arnheim, Georg (1911): Die Spirochäten bei Lungengangrän und ulzerierendem Carcinom (Kulturversuche). Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 59 p. 20—34, 2 Taf. [Die bei Karzinom vorkommenden Sp. gehören einer besonderen Spezies an: nicht Erreger des Karzinom.]

Balfour, Andrew (1908): Spirochaetosis of Sudanese Fowls. 3d. Rep. Wellcome Research Lab. Khartoum p. 38—58, 2 pls., 4 figg.

Bergey, D. H. (1911): Studies on Immunity in White Rats and Mice against Spirochaeta duttoni. (Soc. Amer. Bacter.) Science N. S. Vol. 33 p. 545.

Bruck, Carl cf. infra Neisser, Albert.

Chamberlain, Weston P. (1911): The Occurrence in the Philippines of Associated Spirochaetae and Fusiform Bacilli in Ulcers of the Throat (Vincent's Angina), of the Mouth, and of the Skin, and in Lesions of the Lungs (Bronchial Spirochaetosis). Philippine Journ. Sc. B Vol. 6 p. 489—498, 2 pls.

Dobell, C. Clifford (1911): On Cristispira veneris nov. spec., and the Affinities and Classification of Spirochaets. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 56 p. 507—541, 1 pl., 2 figg.

Fantham, H. B. (1911): Some Researches on the Life-cycle of Spirochaetes. Ann. trop. Med. Parasit. Liverpool Vol. 5 p. 479—496, 6 figg.

Faroy, G. (1911): Constatation du tréponème dans la syphilis tertiaire du rein, avec dégénérescence amyloide. C. R. Acad. Sc. Paris T. 153 p. 692—693.

Galli-Valerio, B. (1911): Recherches sur la spirochétiase des poules de Tunisie et sur son agent de transmission; Argas persicus Fischer. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 529—537, 4 figg.

Gerber (1912): Über Spirochäten und Spirochätosen der oberen Luft- und Verdauungswege. Arch. path. Anat. Physiol. Bd. 207 p. 148—160, 1 Taf., 13 figg.

Gonder, Richard (1912): Können Spironemen (Spirochäten) arsenfest werden? Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 168—174.

Gross, J. (1911): Zur Nomenklatur der Spirochaeta pallida Schaud. u. Hoffm. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 109—118. [Sp. gehört dem Pflanzenreich an und unterliegt der botanischen Nomenklatur. Spironema gültig.]

— (1911): Über freilebende Spironemaceen. Mitt. zool. Stat. Neapel Bd. 20 p. 188—203, 1 Taf. [2 nn. spp. in Saprospira n. g.]

Halberstädter, L. cf. infra Neisser, Albert.

Hallopeau, H. (1908): Note sur les différentes voies de propagation secondaire du Tréponéma pallidum, leur rôle dans l'expression symptomatique de la maladie et la possibilité d'y mettre obstacle par un traitement local atoxylien. Bull. Acad. Méd. Paris (3) T. 60 p. 94—101.

Hindle, Edward (1911): The Transmission of Spirochaeta duttoni. Parasitology Vol. 4 p. 133—149.

— (1911): The Relapsing Fever of Tropical Africa. A Review. Parasitology Vol. 4 p. 183—203, 2 maps, 1 chart.

— (1911): On the Life-cycle of Spirochaeta gallinarum. Preliminary Note. Parasitology Vol. 4 p. 463—477, 6 figg.

Hölling, A. (1911): Vergleichende Untersuchungen über Spirochäten und Spirillen. Arch. Protistenkde. Bd. 23 p. 101—124, 4 Taf. [Spirochäten nicht plasmolysierbar, flexibel, mit undulierender Membran und Chromatingerüst versehen, im Gegensatz zu Spirillen. Erstere weisen tierische, spermienähnliche, letztere pflanzliche Merkmale auf.]

Hoffmann, Erich (1911): Über die Benennung des Syphiliserregers nebst Bemerkungen über seine Stellung im System. München. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 1769—1771. [Kein Spirillum.]

Hoffmann (1911): Die Übertragung der Syphilis auf Kaninchen mittels reingezüchteter Spirochäten vom Menschen. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 37 p. 1546—1547.

— (1911): Beiträge zur Reinzüchtung der Spirochaete pallida. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 68 p. 27—44. — Die Reinzüchtung der Spirochaete pallida. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 48 p. 2160—2162.

Hoffmann, E. (1912): Bericht über neuere Versuche, die Spirochaeta pallida rein zu züchten und auf Tiere zu übertragen. (Niederrhein. Ges. Nat. Heilkde. Bonn.) Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 38 p. 90—91.

Karwacki, Leon (1912): Über die Morphologie der Spirochaeta Obermeieri, kultiviert im Blutegel. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 250—268, 1 Taf.

Launoy, L., et C. Levaditi (1912): Création d'une race de Treponema pallidum, résistante au mercure. C. R. Soc. Biol. Paris T. 72 p. 653—655.

Levaditi, C. (1911): Le cil du Treponema pallidum. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 156—158, 1 fig. [Existence d'un cil terminal.]

— cf. supra Launoy, L.

Nageotte, J. cf. infra Ravaut, P., et A. Ponselle.

Nakano, H. (1912): Eine Schnellfärbungsmethode der Spirochaete pallida im Gewebe. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 38 p. 416—417.

Neißer, Albert (1911): Bericht über die unter finanzieller Beihilfe des Deutschen Reiches während der Jahre 1905—1909 in Batavia und Breslau ausgeführten Arbeiten zur Erforschung der Syphilis. Arb. Gesundh.-Amt Berlin Bd. 37, XII, 621 pp., 20 figg. [Mit Beiträgen von verschiedenen Autoren, u. A.: Carl Bruck, L. Halberstädter, S. v. Prowazek, Affensyphilis.]

Nichols, Henry J. (1911): Further Observations on Certain Features of Experimental Syphilis and Yaws in the Rabbit. Journ. exper. Med. Vol. 14 p. 196—216. [Specific differences between Treponema pallidum and pertenue in animals treated with salvarsan and reinoculated.]

von Nießen (1906): Die Bedeutung der Spirochaeta pallida für die Syphilisursache und Syphilisdiagnose. Wien. med. Wochenschr. Jahrg. 56 p. 1344—1347, 1400—1404, 1458—1462, 8 figg. [Spiroch ist ein Stadium des Syphilisbazillus vom Verfasser.]

Noguchi, Hideyo (1911): Über die Gewinnung der Reinkulturen von pathogener Spirochaete pallida und von Spirochaete pertenuis. München. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 1550—1551. — A Method for the Pure Cultivation of Pathogenic Treponema pallidum (Spirochaeta pallida). Journ. exper. Med. Vol. 14 p. 99—108, 5 pls., 1 fig.

— (1912): Cultural Studies on Mouth Spirochaetae (Treponema microdentium and macrodentium.) Journ. exper. Med. Vol. 15 p. 81—89, 5 pls. [nn. spp.]

— (1912): Morphological and Pathogenic Variations in Treponema pallidum. Journ. exper. Med. Vol. 15 p. 201—204, 1 pl.

— (1912): The Direct Cultivation of Treponema pallidum Pathogenic for the Monkey. Journ. exper. Med. Vol. 15 p. 90—100, 3 pls.

Pfender, Charles A. (1911): Medicozoological Nomenclature; the Correct Name of the Protozoon of Syphilis. N. Y. med. Journ. Vol. 93 p. 1024—1026.

Ponselle, A. cf. infra Ravaut, P.

von Prowazek, S. (1912): Notiz zur Ätiologie der Psoriasis vulgaris. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 62 p. 134—136, 2 figg.

Ravaut, P., et A. Ponselle (1907): Recherches sur la présence du Spirochaete pallida dans le système nerveux au cours de la syphilis acquise et héréditaire. Bull. Mém. Soc. méd. Hôpit. Paris (3) T. 24 p. 1462—1473, 2 figg. — A propos de la communication de MM. Ravaut et Ponselle sur la présence du Spirochète pâle dans les noyaux des cellules de l'épendyme au cours de la syphilis, par J. Nageotte, p. 1596–1599, 1 fig. — Trav. Lab. Histol. Coll. France T. 23 p. 279—282, 1 fig.

Schaudinn, Fr. cf sub Allgemeines.

Schereschewsky, J. (1911): Zur Pallidazüchtung. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 48 p. 2331.

Sézary, A. (1911): Affinités tissulaires du tréponème dans la syphilis secondaire. C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 371—372.

Shmamine, Tohl (1911): Eine einfache Schnellfärbungsmethode von Spirochäten. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 410—411.

Spengler, Carl (1911): Tierexperimenteller Nachweis, Züchtung und Färbung des Syphilis-Erregers. Corr.-Bl. schweiz. Ärzte Jahrg. 41 p. 529—535, 2 figg.

Zuelzer, Margarete (1911): Über Spirochaeta plicatilis Ehrbg. und deren Verwandtschaftsbeziehungen. Arch. Protistenkde. Bd. 24 p. 1—59, 4 Taf., 2 figg. [Sp. gehört zwischen Schizophyten und Flagellaten. Angliederung an Binucleaten nicht gerechtfertigt. — 3 nn. spp.]

II.: *Chlamydozoa* (Strongyloplasmen).

(Hierher Literatur über die fraglichen Erreger der Vaccine, Variola, Varicellen, Sheep-pox, Trachom, Molluscum contagiosum, Virus myxomatosum [Kaninchen], Scharlach, Gelbsucht [Raupen], Samoapocke, Epitheliosis desquamativa conjunctivae (Südsee) = Lyozoon atrophicans, Lyssa, Geflügelpocke (Epithelioma contagiosum) etc.]

Acton, Hugh W., and W. F. Harvey (1911): The Nature and Specificity of Negri Bodies Parasitology Vol. 4 p. 255—272, 1 pl., 2 figg. [Non-parasitic extruded particles of nucleolar matter as result of katabolic changes.]

Albanese, Nicolas (1911): Recherches des inclusions épithéliales dans la conjonctive normale dans différentes variétés d'inflammations conjonctivales. Ann. Ocul. T. 146 p. 243—251.

Cantacuzène, J. (1911): Sur certains corpuscules observes dans les organes scarlatineux. (Réun. biol. Bucarest.) C. R. Soc. Biol. Paris T. 71 p. 196—198, 1 fig. — Sur certaines inclusions cellulaires observées dans la scarlatine p. 283—284. [Formations qui rappellent corpuscules de Prowazek.]

Clarke, J. Jackson (1912): The Pathogenic Protozoa. Brit. med. Journ. 1912 Vol. 1 p. 646. [Molluscum contagiosum.]

Döhle (1911): Leucocyteneinschlüsse bei Scharlach. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 63—68, 6 figg.

Fermi, Claudio (1911): Fliegenlarven und Tollwutvirus. Lyssizide Wirkung und Virusübertragung. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 93—97.

Greeff (1911): Der jetzige Standpunkt der Trachomkörperchen-Frage. (Zusammenk. ophthalm. Ges.) Zeitschr. Augenheilkde. Bd. 26 p. 274—275. — Arch. Augenheilkde. Bd. 70 p. 116—117.

Harvey, W. F. cf. supra Acton, H. W.

Hesse, Robert (1911): Beiträge zur Trachomfrage. Klin. Monatsbl. Augenheilkde. Jahrg. 49 p. 37—41.

Heymann, Bruno (1911): Mikroskopische und experimentelle Studien über die Fundorte der v. Prowazek-Halberstädter'schen Körperchen. Klin. Monatsbl. Augenheilkde. Jahrg. 49 p. 417—440.

Hoefer, P. A. (1911): Über intracelluläre Einschlußkörper bei Scarlatina. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 37 p. 1063. [Chlamydozoen?]

Junius (1911): Zur Ätiologie des Trachoms. (Zusammenk. ophthalm. Ges.) Zeitschr. Augenheilkde. Bd. 26 p. 272—274. — Arch. Augenheilkde. Bd. 70 p. 114—116.

Löhlein, Walther (1912): Klinischer und experimenteller Beitrag zur Frage nach der Bedeutung der am Auge gefundenen Epitheleinschlüsse. Arch. Augenheilkde. Bd. 70 p. 392—417, 2 Taf.

Miyajima (1911): Über die Ätiologie der Tsutsugamushi-Krankheit (Überschwemmungsfieber) in Japan. (Freie Ver. Mikrobiol.) Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Ref. Bd. 50 Beil. p. 34—36. [Milben, Überträger des Virus.]

Morax, V. (1911): Les nouvelles recherches sur l'ophtalmie non gonococcique du nouveau-né. L'ophtalmie à inclusions. Ann. Gynéc. Obstétr. (2) T. 8 p. 353—359, 1 fig.

Müller, Reiner (1911): Zur Stellung der Krankheitserreger im Natursystem. (Med. Ges. Kiel.) München. med. Wochenschr. Jahrg. 58 p. 2246—2247. [Chlamydozoen.]

Ogata, M. (1911): Zweite Mitteilung über die Ätiologie der Rattenbißkrankheit. Mitt. med. Fak. Univ. Tokyo Bd. 9 p. 343—357, 1 Taf.

Ogata, M., und K. Ishiwara (1910): Zweite Mitteilung über die Tsutsugamushikrankheit Mitt. med. Fak. Univ. Tokyo Bd. 9 p. 175—205, 2 Taf.

v. Prowazek, S. cf. sub Allgemeines.

Schilling, V. cf. sub Pseudo-Protozoen?

Stutzer, M. (1911): Die einfachste Färbungsmethode des Negri'schen Körperchens. Zeitschr. Hyg. Infektionskrankh. Bd. 69 p. 25—28, 1 fig.

Swellengrebel, N. H. (1911): Über Zelleinschlüsse, die bei der Hornhautimpfung mit Varizellen auftreten. Arch. Hyg. Bd. 74 p. 164—175, 1 Taf., 4 figg. [Keine echten Guarnierikörperchen.]

III. *Diverses.*

(Andere Protozoen, die zurzeit im System nicht sicher untergebracht werden können).

Coutière, H. (1911): Les Ellobiopsidae des Crevettes bathypélagiques. Bull. scient. France Belgique (7) T. 45 p. 186—206, 1 pl., 6 figg. [6 nn. spp. in: Ellobiocystis n. g. Staphylocystis n. g. pro Ellobiopsis racemosus. Affinités douteuses: Péridiens, Amoebidium?]

Grandori, Remo (1911): Di uno Sporozoo dell' epitelio intestinale di Cyclops e Daphnia. Monit. zool. ital. Anno 22 p. 287—292, 1 fig.



Hlava, J. (1910): O nálezech parasitárních tvarů v krvi při spalničkách. Rozpr. české Akad. Tř. 2 Ročn. 19 Čís. 45, 5 pp., 1 Tab. — Über Blutbefunde bei Morbillen. Bull. intern. Acad. Sc. Prague Cl. Sc. math. nat. Méd. Ann. 15 p. 190—194, 1 Taf. — O nálezu protoovitých cizopásníků v krvi. Čís. 46, 3 pp., 1 Tab. — Über Befund von protozoenartigen Parasiten im Blute. Bull. intern. Acad. Sc. Prague Cl. Sc. math. nat. Méd. Ann. 15 p. 195—197, 1 Taf.

Ishiwara, K. cf. infra Ogata, M.

Lipschütz, B. (1912): Mikroskopische Untersuchungen bullöser Dermatosen. III. Über parasitäre Befunde in den Hautblasen und in der Milz bei Pemphigus vulgaris. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 25 p. 196—198. [Anaplasma liberum n. sp. problem. neben Cystoplasma oviforme.]

Raabe, Henryk (1911): Amoebidium parasiticum Cienk. Cześć I. Jądro, budowa jego i podział. (Doniesienie tymczasowe.) Spraw. Pos. Towarz. nauk. Warszaw. C. R. Soc. scient. Varsovie Ann. 4 p. 229—249, 17 figg. — II. Ciałka metachromatyczne. p. 252—261, 6 figg. — Amoebidium parasiticum Cienk. I Partie. Noyau, sa structure et sa division. p. 249—252. — Les corpuscules métachromatiques. p. 261—263.

Schridde, Hermann (1912): Das Granuloma teleangiectodes europeum, eine Protozoenkrankheit. Deutsch. med. Wochenschr. Jahrg. 38 p. 218—221. 4 figg. [Leishmanien?]

Pseudo-Protozoen?

(Literatur über die fraglichen Erreger der Maul- und Klauenseuche, der perniciösen Geschwülste usw., soweit sie von den Autoren für Protozoen gehalten werden.)

Agramonte, Aristides (1912): Notes upon a So-called Parasite of Yellow Fever (Seidelin). Med. Rec. N. Y. Vol. 81 p. 604—607.

Basile, C. (1912): L'Anaplasma canis in Italia. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 21 Sem. 1 p. 231.

Bertarelli, E. (1911): Die Ätiologie der Pellagra im alten und neuen Licht. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Ref. Bd. 60 p. 129—139. [Unhaltbarkeit der Maistheorie. Parasitäre Krankheit; Protozoen? Übertragung durch Filariden?]

Darling, St. (1911/12): Verruca peruana. Journ. Amer. med. Ass. Vol. 57 p. 2071—2076. [Barton's x-bodies a unique type of microorganism.] — Journ. trop. Med. Hyg. Vol. 15 p. 94—96.

Galli-Valerio, B. (1911): Observations microscopiques sur la „Verruga peruana" ou „Maladie de Carrion". Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 228—232, 3 figg. [Corpuscules analogues à ceux observés par Biffi, Basset-Smith etc. etc. à auréole claire se rapprochant d'Anaplasma.]

Gilruth, J. A., Georgina Sweet, and Sydney Dodd (1911): Observations on the Occurrence in the Blood of various Animals (chiefly Monotremes and Marsupials) of Bodies apparently identical with Anaplasma marginale, Theiler, 1910. Parasitology Vol. 4 p. 1—6, 1 pl.

Huffman, Otto V. (1911): The Kurloff-body, a Spurious Parasite. Parasitology Vol. 4 p. 457—462, 11 figg. [Normal cell inclusions.]

Körmöczi, Emil (1911): Über protozoenähnliche Gebilde des Blutes. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 61 p. 366—375. [Täuschungen in gefärbten und in nativen Präparaten.]

Schilling, V. (1911): Über die feinere Morphologie der Kurloff-Körper des Meerschweinchens und ihre Ähnlichkeit mit Chlamydozoen-Einschlüssen. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 58 p. 318—325, 2 Taf. [Keine Flagellaten bisher bekannter Genera; Ähnlichkeit mit Chlamydozoen.]

Schilling-Torgau, V. (1912): Bemerkung zu der Arbeit Otto V. Huffman: „The Kurloff-body, a spurious parasite." Parasitology Vol. 5 p. 49.

Sieber, Hans (1911): Über Anaplasma marginale (Theileri). Zeitschr. Infektionskrankh. parasit. Krankh. Hyg. Haustiere Bd. 9 p. 279—302, 3 Taf. 4 figg.

Siegel, J. (1911): Gelungene Reinkultur des Cytorrhyctes vaccinae. Centralbl. Bakt. Parasit. Abt. 1 Orig. Bd. 59 p. 406–415, 2 Taf.

Seidelin, Harald (1911): The Etiology of Yellow Fever. Bull. Yellow Fever Bur. Vol. 1 p. 229—260, 1 pl. [Paraplasma n. g. flavigenum n. sp.]

— (1912): Notes on some Blood-Parasites in Man and Mammals. Ann. trop. Med. Paras. Liverpool Vol. 5 p. 501—508, 1 pl. [Paraplasma subflavigenum n. sp.?]

Seidelin, H. (Paraplasma) cf. sub Allgemeines.

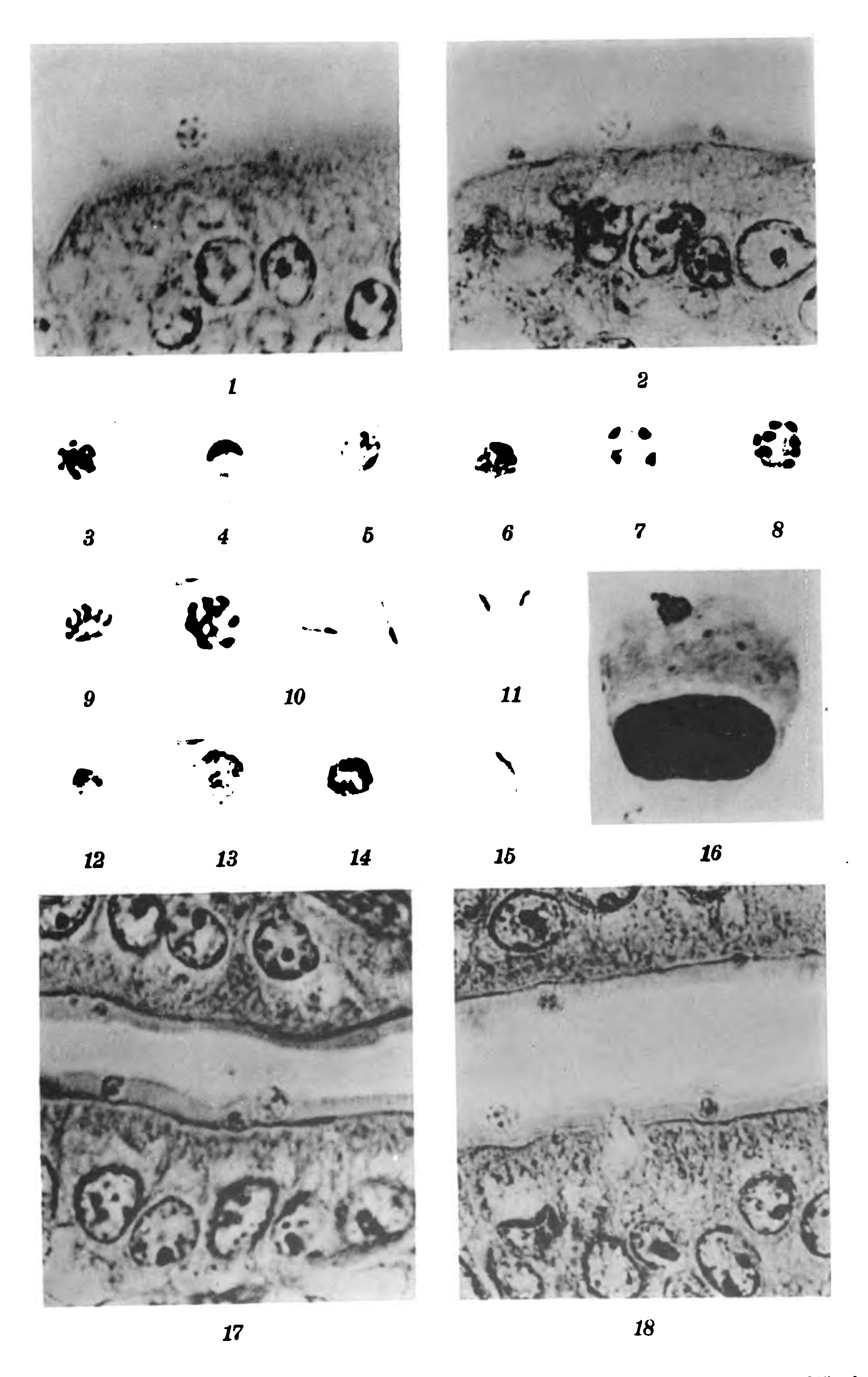
Theiler, A. (1911): Further Investigations into Anaplasmosis of South African Cattle. 1st Rep. Director veterinary Research Pretoria p. 1—46, 7 pls.

— (1912): Gall-Sickness of Imported Cattle, and the Protective Inoculation Against this Disease. Agric. Journ. Union South Africa Vol. 3 p. 1—21.

Mitteilung.

Die „Fritz Schaudinn-Medaille für hervorragende Leistungen auf dem Gebiete der Mikrobiologie“ ist von dem internationalen Preisrichterkollegium (Blanchard, Celli, Cruz, Ehrlich, Goffky, Golgi, Grassi, Heidere, Hrtwig, Ishikawa, Kitasato, Kopke, Lankester, Laveran, Manson, Metschnikoff, Novy, Nuttall, Paltauf, Prowazek, Ross, Roux, Schewiakoff, Wladimiroff, Wilson) Dr. Carlos Chagas vom Institut „Oswaldo Cruz“, Manguinhos, Rio de Janeiro (Brasilien) zuerkannt worden.

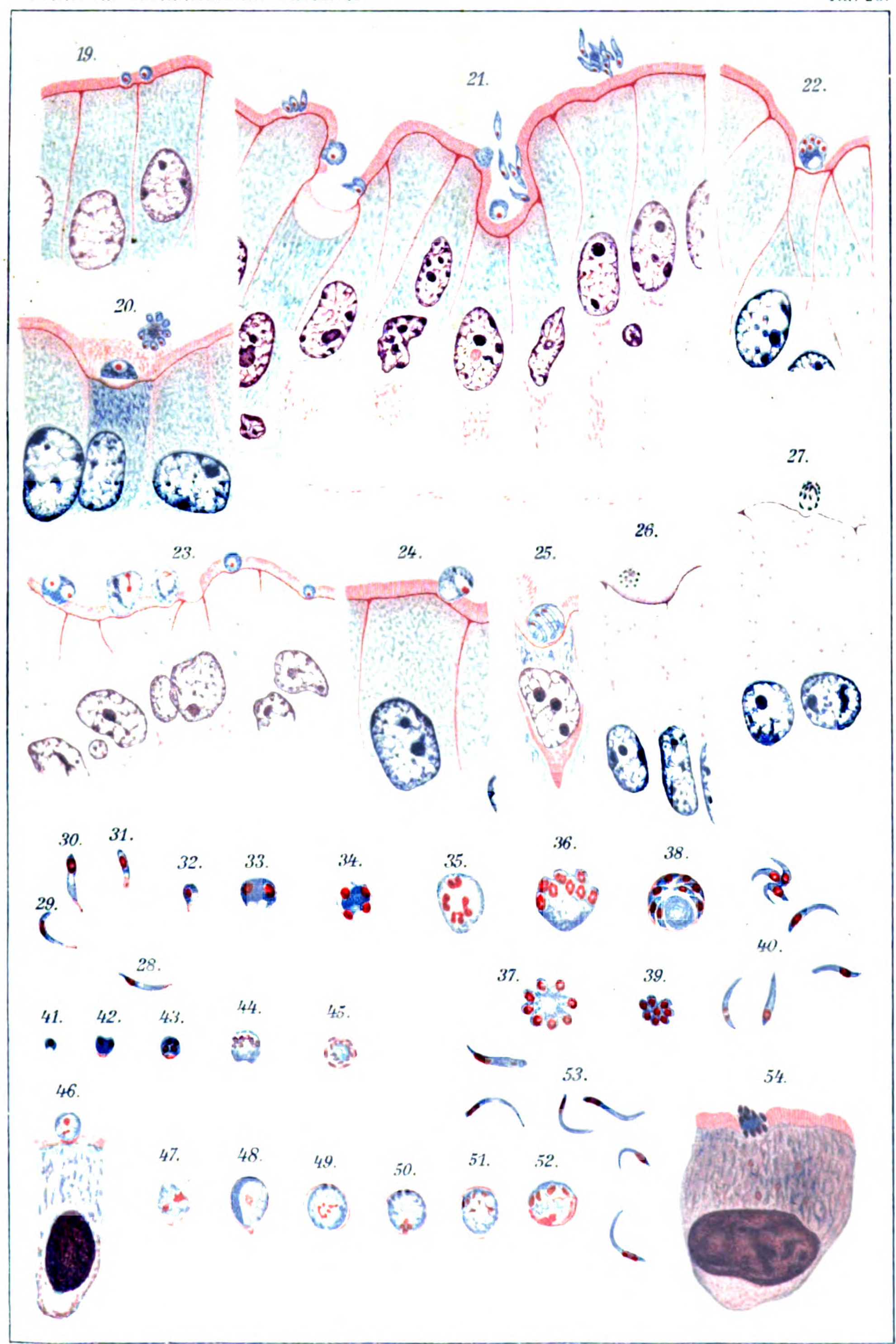
G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

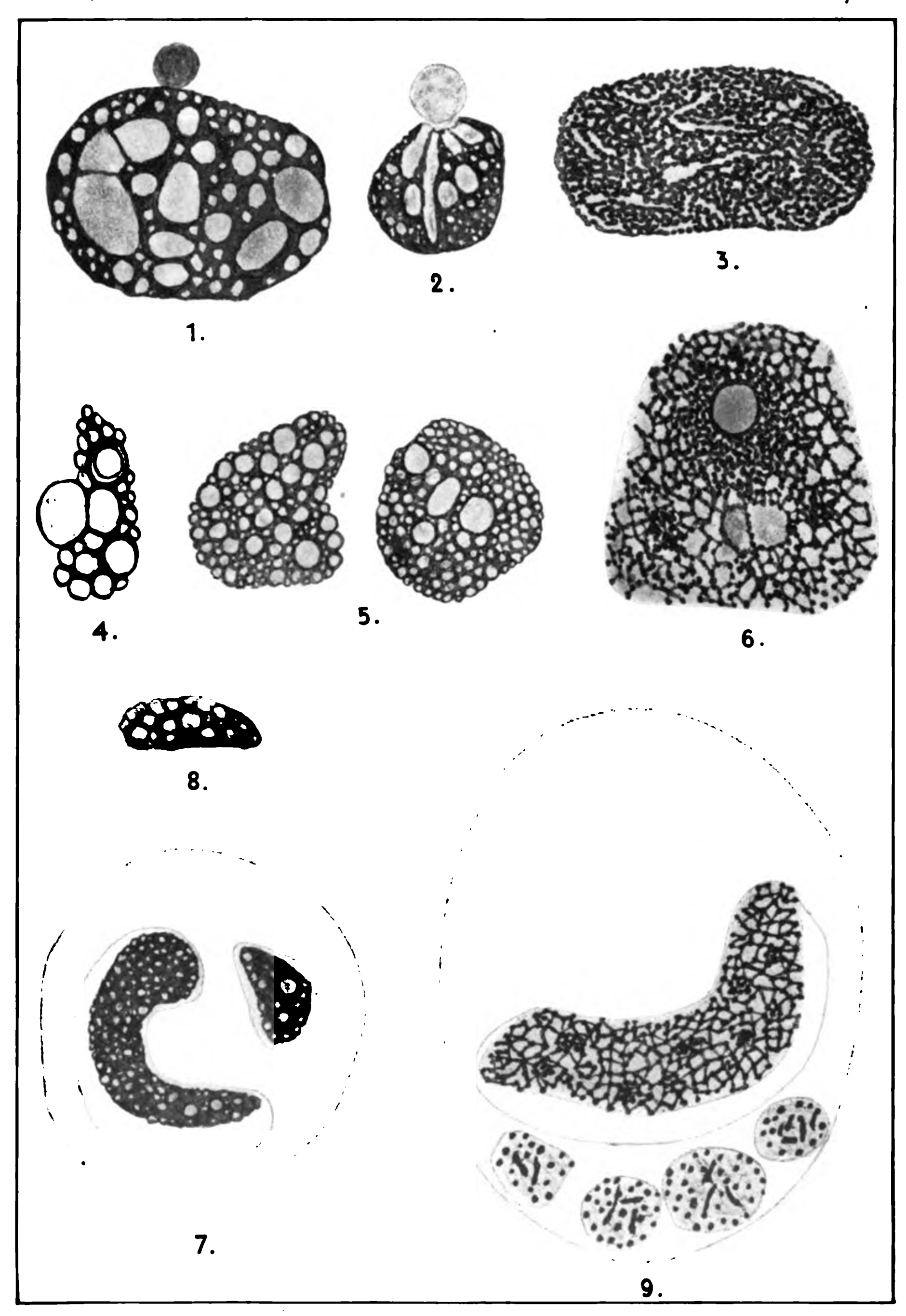


Tyzzer.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.


19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.



Euriques. Verlag von Gustav Fischer in Jena.


Princeton University Library
32101 074861574

